



TITLE:

# 聴覚系の情報伝送機構の工学的研究( Dissertation\_全文 )

AUTHOR(S):

大串, 健吾

---

CITATION:

大串, 健吾. 聴覚系の情報伝送機構の工学的研究. 京都大学, 1974, 工学博士

ISSUE DATE:

1974-03-23

URL:

<https://doi.org/10.14989/doctor.r2492>

RIGHT:

聴覚系の情報伝送機構の工学的研究

大 串 健 吾

## 要約

生体の情報処理機構を明らかにし、工学への応用の手がかりとするために、生体の構造と機能に関する既知の知識をもとに生体機構のモデルを構成し、ニューロン回路網の結合様式を推測していこうといういわゆる生体工学（バイオニクス）の分野の研究が各方面で進められている。

本研究は生体工学の一環として、聴覚系における間脳内側膝状体のニューロン段階までについての、情報処理の立場からみて重要であると考えられる聴覚の機能を実現したニューロン回路網モデルに関するものである。

まず一次ニューロンにおいて生理学的に観測されている応答野（単一ニューロンの単一正弦波音刺激に対する「周波数対音圧」平面上の応答範囲）は基底膜の振動パターンから予測されるより狭くなっており、また応答野の形には多様性が見られる。さらに、ある周波数の音刺激に対する一次ニューロンの応答が別の周波数の第二音刺激によって抑制されることがある。これらの現象を説明するために有毛細胞と一次ニューロンの間に側抑制メカニズム（Lateral Inhibition）の存在を仮定した。

さらに第二次 residue 効果のような動的な知覚心理実験データからもやはり有毛細胞と一次ニューロンの間に側抑制メカニズムの存在が推測された。

この側抑制のメカニズムは抑制性シナプスによるものではなく、一つの可能性としては一次ニューロンの神経線維無髄部相互間の電氣的な干渉によるものと推測した。

次に各ニューロン層間に種々の形の側抑制結合回路が存在することを仮定し、基底膜→有毛細胞→らせん神経節→蝸牛神経核→下丘→内側膝状体の径路についての聴覚系のニューロン回路網の合成（モデル化）を行った。

このモデルは基底膜に対応する低域フィルター群、有毛細胞に対応する半波整流および一次遅れ回路、およびその後続く多層ニューロン回路網（計算機シミュレーション）により構成されている。生理実験データによれば、聴ニューロンはそれぞれ音刺激に対して一種の帯域フィルターとして動作している。末梢から中枢に向うにつれてこのフィルター特性は鋭くなり、また音刺激の定常部分には応答せず、音刺激のはじめあるいはおわり、または周波数の一方向変化に対してのみ応答するニューロンがあらわれてくる。このモデルは、このような聴覚神経系の性質を実現した。

さらにこのモデルにおいて仮定されている側抑制回路の存在は知覚心理実験データおよび最近の薬理学的な実験からも支持される結果を得た。

DOC
1973
14
電気系

# 聴覚系の情報伝送機構の工学的研究

## 目 次

第 1 章	序 論	1
第 2 章	聴覚系の生理学的所見とその工学的表現	4
2.1	中耳	4
2.2	基底膜	5
2.3	有毛細胞	6
2.4	ニューロン (神経細胞)	7
2.5	ニューロン回路網	10
2.6	聴覚神経径路	13
2.7	本章のまとめ	13
第 3 章	聴覚末梢系のニューロン回路網モデル	15
3.1	末梢系モデル構成の方針	15
3.2	モデルの構成	18
3.3	計算機シミュレーションの方法	20
3.4	神経結合様式の変化による応答野および抑制野の変化	23
3.5	生理実験データとの関連性	27
3.5.1	計算結果と生理実験データとの対応による側抑制機構の予測	27
3.5.2	応答野の形の多様性	27
3.5.3	一次ニューロンにおけるマスキング	32
3.6	有毛細胞と一次ニューロン間の側抑制メカニズムに関する考察	34
3.7	一次ニューロン層上の応答の空間パターン	35
3.8	Pfeifferのモデルとの関連性	36
3.9	本章のまとめ	36
第 4 章	第二次 residue 効果のためのニューロン回路網モデル	38
4.1	第二次 residue 効果	38

4.2	モデルにおける第二次residue 効果の計算法	41
4.3	計算機プログラム	44
4.4	計算機シミュレーション	53
4.5	計算値と心理実験値の比較	57
4.6	抑制の強さと応答野のQの関連性	57
4.7	FischlerとCernの仮説	58
4.8	本章のまとめ	59

第5章	特徴抽出機構のニューロン回路網モデル	60
5.1	特徴抽出に関する生理実験データ	61
5.1.1	静特性に関する生理実験データ	61
5.1.2	動特性に関する生理実験データ	61
5.2	モデルの構成法	65
5.2.1	モデルの構造	65
5.2.2	シナプスの時定数と応答の時間特性の関連性	67
5.3	各ニューロン層の動作とニューロンの結合様式	69
5.4	実験方法	74
5.4.1	ハードウェア部	74
5.4.2	ソフトウェア部	75
5.5	実験結果	78
5.6	知覚心理現象との関連性	100
5.7	側抑制機構の存否に関する薬理学的研究	102
5.8	電子回路モデル	103
5.9	本章のまとめ	103

第6章	結 言	105
	謝 辞	107
	文 献	108
	記 号 表	113

## 第 1 章 序 論

(1-1)

最近、工学の一分野として生体工学の研究が各方面で進められている。視聴覚に関する生体工学の最終的な目的は生体の巧妙な情報処理方式にヒントを得て新しい工学装置、例えば人間が容易に行っているパターン認識の能力をもつ装置などを開発することである。

生体の機構を明らかにするために、これまで生理学的、組織学的な研究が行われてきた。しかし現在の段階では生体の機構が工学的に利用できる程度にまで明らかになっていないといえず、聴覚系に関していえば末梢の情報処理機構ですらも機械に置き換えることはできない状態である。それは聴覚系の構成要素である基底膜、有毛細胞、ニューロン（神経細胞）などの単体の性質は比較的よくわかってきているが、具体的なニューロン回路網については組織学的にはほとんどわかっていないという状態だからであろう。したがって工学者の立場からも生体の機構とくに情報処理に重要な働きをしていると考えられるニューロン回路網を探索していく必要がある。

さて現在の生体工学研究は、大別して二つのレベルに分類することが可能である。すなわち第一のレベルは工学者としての立場から生体のモデルを構成し、生体の機構を明らかにしていくことである。この際、モデルは工学的に明確に記述できるかたちとして構成されなければならない。

次に第二のレベルは、生体の機構をある側面から模擬した装置により音声識別など工学的な用途への応用を試みる研究である。

まず第一のレベルの研究は次のような段階を経ることになる。はじめは生体のある部分の入出力関係を表現している生理実験データを参照して、その入出力関係を満足するようなシステム、すなわち着目している生理実験データに関しては生体と同等の性質をもつモデルを構成（シミュレーション）することが必要である。

このシミュレーションの段階までも生体機構に関する推測を行うことになり、本質的に重要なことを示唆している可能性はある。しかしシミュレーションの結果得られたモデルは生体機構の一側面を表現しているだけであるから、このモデルがさらに一般性をもつかどうかを検討するためにモデルを別の面から眺めることが望ましい。

そのための方法としてまず第一に別の生理実験データを採り、モデルによってこのデータがうまく説明できるかどうか、矛盾がないか等について調べ、矛盾があれば修正する必要がある。

次に第二番目として、モデルにより生体内に生じ得る新しい可能性を予言し、生理実験によりこの可能性を確認することもモデルの正当性を検証する一つの重要な方法である。

また第三番目として、知覚心理実験データもモデルを評価するための一つの資料となり得る。

知覚心理データは人間の知覚の性質を測定して現象記述を行い、現象的法則性を見出そうとするものであるが、通常は内部の構造にまでは触れていない。したがって知覚心理学と神経生

理学との間にはまだ大きなギャップが存在する。

さて、知覚心理現象は種々の生理現象の結果生じるものであろう。そこで、ある知覚心理現象が生じているということは生体内部でどのような生理現象が生じているかを予測し、言い換えれば知覚心理現象を生理現象に還元し、この還元された生理現象がモデルにおいてはどのように生じているかを検証し、予測している現象と同様の現象が生じていればモデルの正当性に対する一つの肯定的な評価を与えることができるであろう。

またこのことは神経生理学と知覚心理学の間のギャップをニューロン回路網モデルにより埋める一つの方法となる。

次に第四番目として、これが最も重要であるが、組織学、解剖学の所見をよく学んだうえで、モデルが明らかにこれらの所見に矛盾していないか、あるいは組織学的解剖学的に不明であるならばモデルにより予測を可能にすることが必要である。

以上のような検討を行うことによりモデルは生体に近づいてゆくことができるのである。このように生体工学の第一のレベルは生理学、心理学などの分野に深く関連している。

聴覚系に関して第一のレベルの研究はまだ少なく、とくに末梢から中脳、間脳の段階までモデル構成した研究はなく、3章で述べるような末梢系を扱ったものがいくつか報告されているのみである。

次に第二のレベルは、生体の機構をある側面から模擬した装置により音声識別など工学的な用途への応用を試みる研究である。生体情報処理機構の特徴として、入力信号が並列に伝送されることと、ニューロン素子が興奮および抑制の二種類の入力信号を持つ加重和しきい値素子<sup>(1-2)</sup>ということがあげられるが、これらの特徴をとり入れて、Zwickerら<sup>(1-2)</sup>は機能的には基底膜から一次ニューロンの段階までのモデルを構成した。このモデルは基底膜を表わす24チャンネルの帯域ろ波器、側抑制回路網およびニューロンモデル群から成っている。彼らはこのモデルにドイツ語で発声された数字語(0, 1, ..., 9)を加え、各数字語に対する24チャンネルのニューロンモデルの応答を時間空間パターンとして記録し、時間を正規化して標準パターンとパターンマッチングを行い、識別実験を行った。その結果、約95%とかなり高い正答率を得たが、彼らも述べているように、まだ実用のためには十分とはいえない。このモデルはかなりマクロな観点から末梢系をモデル化したものであるから、例えば側抑制回路の様式など必ずしも生体を参考にしてはいない。また生体で大部分を占めている入力音信号に対してその過渡部分のみ応答するニューロンをモデルの中に使っていない点などさらに今後検討すべき点がある。

(1-3)

またMartinら<sup>(1-3)</sup>も基底膜に対応する19チャンネルの帯域ろ波器、ニューロンに対応するアナログしきい値素子を用い、音声識別を目的とした聴覚モデルを構成して英語音素の識別実験を行っている。このモデルにおいては、ニューロン回路網を構成するためにとくに生理学的知見を参照せず、AND回路、OR回路、ピーク検出回路あるいはスロー検出回路など

の特性を合目的な意味でつくり上げるという方法で構成されている。この実験結果はまだ実用のためには十分とはいえないが、合目的性を重視し、生体の機構を十分にとり入れてない点に問題があろう。

さて本研究は第一のレベルの研究であって、耳の入口から中脳および間脳までの聴覚の情報伝送機構を明らかにしていくことを目的としており、第二のレベルの研究の前提となるものである。

第2章では聴覚系を構成する各要素の生理学的な所見およびその機能の工学的表現（モデル）について述べ、また聴覚神経径路の概要について述べる。

第3章は聴覚末梢系（ここでは基底膜から一次ニューロンの段階までの間をさす）に関して、側抑制機構が存在するかどうかを考察したものである。これまでに組織学的には明らかにされていない抑制性のニューロン回路網は存在するかどうかという問題を一次ニューロンに関する生理実験データを素材にしてコンピューターによるシミュレーションを行い考察する。さらに、もし抑制性ニューロン回路網が存在するとすれば、その回路網は組織学的にはどのような形として存在するのかを予測し、またニューロンの結合様式はどのようになるべきかという問題について考察する。

第4章ではまだ原因の明らかにされていない動的な知覚心理現象である第二次 residue 効果を、有毛細胞と一次ニューロン間の側抑制機構を仮定することにより説明できることを示す。この章は第3章で提案した側抑制機構の存在性の心理学的現象からの傍証となるものであるがまた一面では知覚心理学と神経生理学のギャップを埋めようとするものである。

第5章では上位神経系すなわち蝸牛神経核、中脳下丘および間脳内側膝状体の段階までのニューロン結合様式について考察する。末梢系の機能が主として入力音信号の周波数分析であると考えられるのに対して、下丘および内側膝状体は周波数分析機能の他に音信号の動的な特徴（振幅の急激な増加あるいは減少、周波数の急激な変化など）に鋭敏に反応する性質をもっている。これらの性質をニューロン回路網により実現する。またこの章で実現されたモデルの正当性について、いくつかの生理現象および心理現象の面から検討を行う。

第6章では本研究によって得られた主な結果の概要を述べる。



## 第2章 聴覚系の生理学的所見とその工学的表現

聴覚系は外耳，中耳，内耳，聴覚神経系（一次～四次ニューロン）および大脳皮質聴覚領から成っていることが知られている。外耳と中耳は伝音系としての働きをするが，情報処理に本質的な役割を果たしている部分は，一次元パターンの入力音刺激を時間と空間の二次元振動パターンに変換する基底膜，基底膜上にあつて機械電気変換器として働く有毛細胞，およびその後接続されているニューロン回路網であると考えられる。

そこで，ここでは現在までに生理学的に明らかにされている聴覚系を構成する要素とその機能の工学的表現（モデル），ニューロン回路網の一般的性質，聴覚神経経路等について述べる。

2.1 では中耳の特性およびモデルについて述べる。

2.2 では基底膜の特性とその特性を表現するために構成された計算機シミュレーション用のソフトウェアモデルおよび電気回路モデルについて概要を述べる。

2.3 では有毛細胞の，2.4 ではニューロン単体の性質と工学的な見地からのモデル化について述べる。

2.5 ではニューロン回路網の持つ一般的な性質をフィルター理論的に考察する。

2.6 では現在の段階で明らかにされている聴覚神経経路について概説する。

### 2.1 中 耳

内耳にある蝸牛はかたつむりのように巻いた形をしているが，これを引き伸ばした形として示したのが図2.1である。中耳はつち，きぬた，あぶみの三つの小骨から成り，空気と蝸牛内リンパ液のインピーダンス整合をしていると考えられている。

また，中耳は通常の場合には線形の伝送系と考えられ，伝達特性はFlanagan(2-1)により次式のように与えられている。すなわち，

$$G(s) = \frac{1}{(s+a)\{(s+a)^2+b^2\}} \quad (2.1)$$

ここで， $b = 2a = 2\pi \times 1,500$  である。

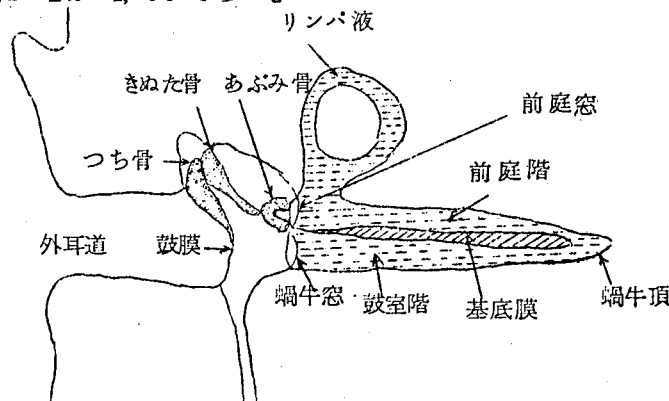


図2.1 耳の模式図（蝸牛を引き伸ばした形として示す）

## 2.2 基底膜

基底膜は図 2.1 に示されるように蝸牛を二つの階に隔てている膜であって、長さは約 35 mm といわれている。

音刺激は鼓膜、中耳の三つの耳小骨、前庭窓を振動させ、その結果、蝸牛内のリンパ液が振動し、その振動は進行波となって基底膜上を伝はんする。

基底膜の振動の包絡線は Békésy により観測されており<sup>(2-2)</sup>、図 2.2 に示されているように、入力音刺激の周波数により最大振幅点が異なっている。周波数が低ければ基底膜の先の方が大きく振動し、周波数が高くなるにしたがって最大振幅点の位置は前庭窓の方へ移っていく。このように基底膜では周波数が場所に変換され、一次元の音刺激は時間と空間の二次元の振動パターンに変換されている。

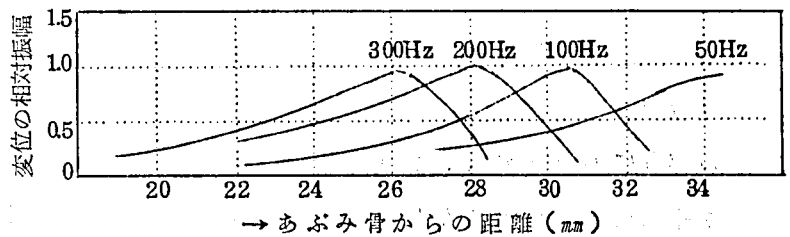


図 2.2 基底膜の振動の包絡線

また図 2.3 は<sup>(2-2)</sup>基底膜上で場所を固定したときの振動振幅の周波数特性を六つの場所についてそれぞれ観測した結果である。観測場所を変化させても各場所の周波数特性は  $Q = 1$

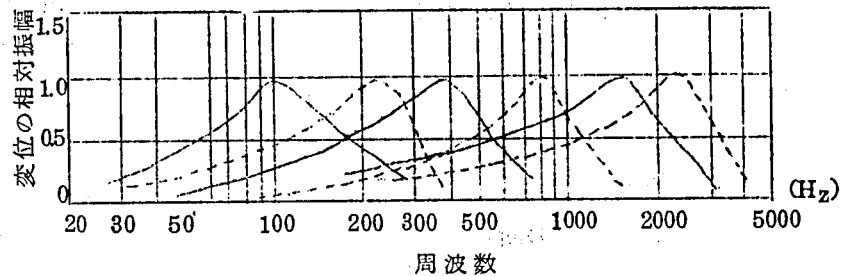


図 2.3 基底膜上六点における共振周波数特性

程度の帯域フィルター特性を示していることがわかる。

基底膜のモデルとしては実験の便宜上、第 3 章および第 4 章では計算機シミュレーション用のソフトウェアモデルを、また第 5 章では電気回路のハードウェアモデルを使用する。

### (1) ソフトウェアモデル

基底膜の性質は Flanagan<sup>(2-1)</sup>により次式のように与えられている。この式は基底膜の特徴周波数<sup>\*</sup>が  $f_p (= \beta / 2\pi)$  の場所までの伝達特性を表わす。

$$F(s, \beta) = \left( \frac{2000\pi \cdot \beta}{\beta + 2000\pi} \right)^{0.8} \cdot \beta^4 \cdot \frac{s^2 + 2\alpha s + (\alpha^2 - \beta^2/3)}{\{(s + \alpha)^2 + \beta^2\}^3} \cdot \exp(-3\pi s/4\beta) \quad (2.2)$$

ここで、 $\beta = 2\pi \cdot f_p$ ,  $\alpha = \beta/1.7$  である。

\* 基底膜上の特定の場所を最も大きく振動させる周波数をその場所の特徴周波数 (CF) と呼ぶことにする。

## (2) ハードウェアモデル

境(2-3)によって試作されたモデルであり、入力音信号の時間パターンを多チャンネルの低域フィルタ群で時空間パターンに変換するLCR回路網である。図2.4にその回路図を示すが、基底膜の長さ方向を140セクションに区切って各部の振動の振幅に比例する電圧を取り出せるようになっている。なおこの基底膜モデルでは、入力電圧を一定としたとき、入力周波数の変化に対しその最大出力電圧は約 $-6\text{dB/octave}$ の割合で変化する。したがってこの実験にあたっては、この特性を平坦にするために入力側に $+6\text{dB/octave}$ のプリエンファシス回路を入れて使用した。

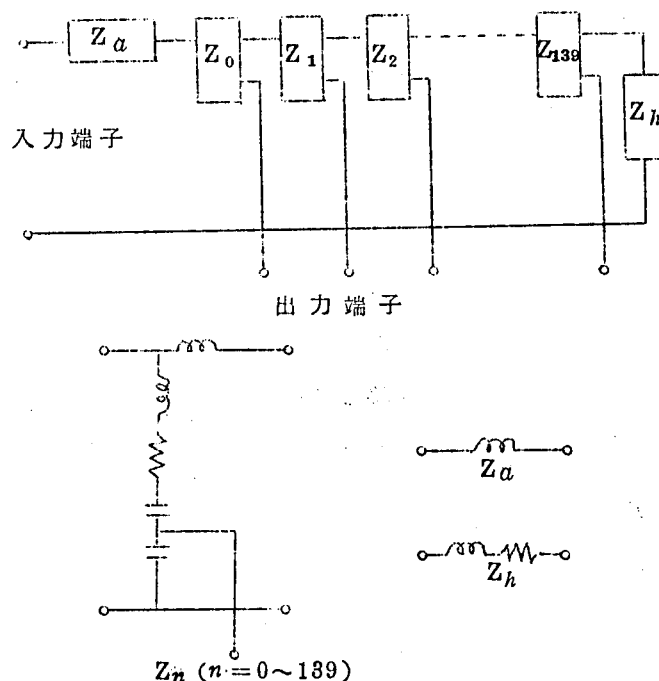


図 2.4 基底膜の回路モデルとその回路構成素子

### 2.3 有毛細胞

図 2.5 は蝸牛の断面図(2-4)を示すが、基底膜の上には有毛細胞がのっており、基底膜の上下振動にしたがって、有毛細胞の上部にある毛が蓋膜との間でたわんで、有毛細胞が電気信号を発生すると考えられている。

基底膜が下向きに振動したときには毛に圧力が加わらないので電気信号を発生しない。すなわち有毛細胞は半波整流特性をもっていると考えられる(2-5)。

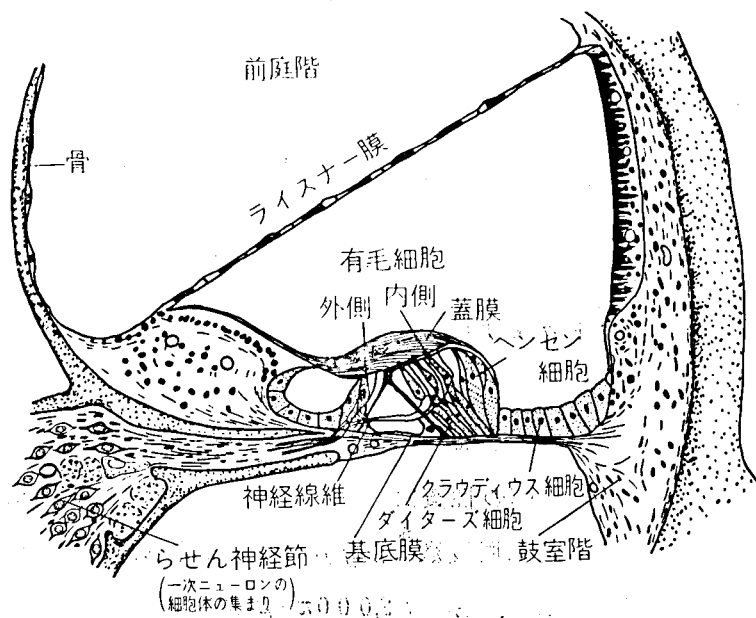


図 2.5 蝸牛の断面図 (モルモット)

また有毛細胞と一次ニューロン（図 2.5 参照）の接合部はシナプス状になっていることが明らかにされている。

有毛細胞単体のモデルとしてはダイオードを考えればよいが，第5章においては有毛細胞と一次ニューロン間のシナプスの部分も含めて，図2.6のような回路を構成し，有毛細胞モデルと呼ぶことにする。

図の一次遅れ回路の時定数  $C \times R$  の値は，一次ニューロンにおける音刺激の波形とパルス出力の同期性が低周波（数百ヘルツのオーダー）ではほぼ保たれ，周波数が高くなるにつれてくずれていくという事実<sup>(2-6)</sup>から，数msecのオーダーであると考えられる。

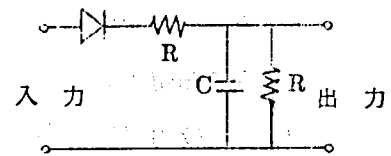


図2.6 有毛細胞モデル

## 2.4 ニューロン（神経細胞）

図2.7にニューロンの模式図を示す。細胞体から多くの突起が出ているが，この中で1本だけが長く，これは軸索(axon)と呼ばれ，その他の突起は樹状突起(dendrite)と呼ばれている。軸索の先端はいくつかに分かれ，別のニューロンの細胞体あるいは樹状突起に接続している。

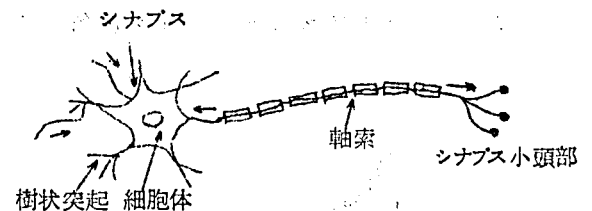


図2.7 ニューロン（神経細胞）の模式図

この接続部をシナプスという。細胞体で発生したパルスは軸索を伝わり，シナプスを経てアナログ的な電位に変換されて次のニューロンに伝えられる。シナプスには興奮性(excitatory)と抑制性(inhibitory)の2種類がある。

興奮性シナプスに達したパルスはニューロンに正方向の電位(Excitatory Postsynaptic Potential, 略してEPSP)を生ぜしめ，また抑制性シナプスに達したパルスは負方向の電位(Inhibitory Postsynaptic Potential, 略してIPSP)を生ぜしめる。ニューロンはこれら2種類の多数のシナプスにより生じた電位を時間的空間的に加算し，その値がそのニューロンのしきい値(threshold)を越すとパルスを発生し，軸索をへて多くの他のニューロンにパルスを送る。

次にニューロン単体のモデルは次のような考えで構成される。すなわちニューロンの性質のうち工学的な見地から重要であると考えられる要素を列举すると次のようになる。

- (a) 一方向伝送性
- (b) 興奮，抑制の二種の入力端子の存在および入力信号の空間的加重

- (c) 入力信号の時間的加重
- (d) しきい値の存在
- (e) パルスによるアナログ量の伝送
- (f) 低周波における一次ニューロンの応答の入力信号波形との同期性

ニューロンモデルを構成するにあたり，上述の六条件を考慮しなければならない。

- (a) については特に問題はない。
- (b) については，一般的には興奮性および抑制性入力端子をそれぞれ複数個設け，それら入力端子に入ってきた信号の加重和をとる回路に考える。
- (c) については，Eccles<sup>(2-7)</sup>の生理実験データから時間的加重の時間経過を推測する。

Ecclesはシナプス前インパルスに対するEPSPを図2.8(a)のように観測している。

この応答は工学的な用語で表現すれば，ほぼシナプスのインパルス応答とみなすことができる。このEPSPの時間経過はニューロンのEPSP波形が時間的に幅のあるパルスに対して観測されたものであることを考慮すれば図2.8(b)に示す一次遅れ要素のインパルス応答に類似している。したがってシナプスのインパルス応答 $h(t)$ を次のように表現することにする。<sup>\*</sup>

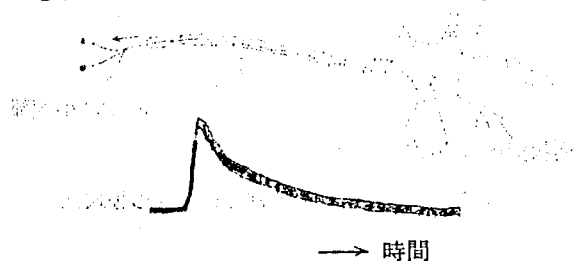


図2.8 (a)  
ニューロンのEPSP波形

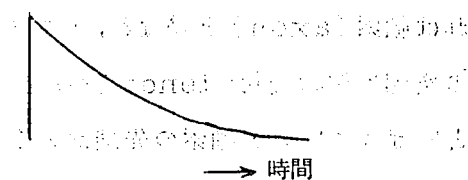


図2.8 (b)  
一次遅れ要素のインパルス応答

(すなわち，

$$h(t) = \begin{cases} \frac{1}{T} \exp(-t/T) & t \geq 0 \\ 0 & t < 0 \end{cases} \quad (2.3)$$

ここで $T$ は一次遅れ要素の時定数をあらわす。

また(2.3)をラプラス変換すると，

$$H(s) = \frac{1}{1+sT} \quad (2.4)$$

と表わすことができる。

\* Siebert<sup>(2-8)</sup>も，のちにシナプスモデルのインパルス応答を一次遅れ要素のインパルス応答として表現した。

(d)はニューロンに非線形特性を与えるための重要な要因であり、もしニューロンがしきい値をもたずニューロン回路網を線形とすれば、多層回路のもちうる性質は一層の回路で表現しうるから、生体のニューロン回路網が多層構造であることの意味がなくなってくる。

次に(e)を列挙した根拠は次の通りである。すなわち、生理に関する Adrian の法則によれば、入力音刺激の音圧が増加するにしたがって、末梢ニューロンでは単位時間あたりのパルス数が単調に増加する（音圧が非常に大きくなるとパルス数はもちろん飽和する）という現象が知られている。この法則はパルスによるアナログ量（単位時間あたりのパルス数）の伝送を示している。

次に(f)に関しては Rose ら<sup>(2-6)</sup>によれば、一次ニューロンは単一正弦波音刺激に対して、その周波数が上昇するにしたがって応答の波形との同期性が失われていくことが明らかにされている。この効果は一次ニューロンの EPSP が周波数上昇とともに滑らかになっていくことを示している。このことはまた有毛細胞と一次ニューロンの間のシナプスに対応する一次遅れ要素の時間定数の値の範囲を示唆しており、ほぼ数 msec のオーダーであろうと考えられる。

以上のような観点から、ニューロン単体のモデルは、計算機シミュレーションで図 2.9 のように構成する<sup>(2-9)</sup>。すなわち、興奮性および抑制性シナプスに対応する 2 種類の多数の入力端子と、軸索に対応する一個の出力端子をもっている。興奮性および抑制性入力信号はそれぞれ別々に、まず空間的に加重され、つぎにシナプス膜に対応する一次遅れ回路で時間的に加重される。そして各時刻において EPSP と IPSP の差を内部電位 (Post Synaptic Potential, 略して PSP) と呼ぶ。

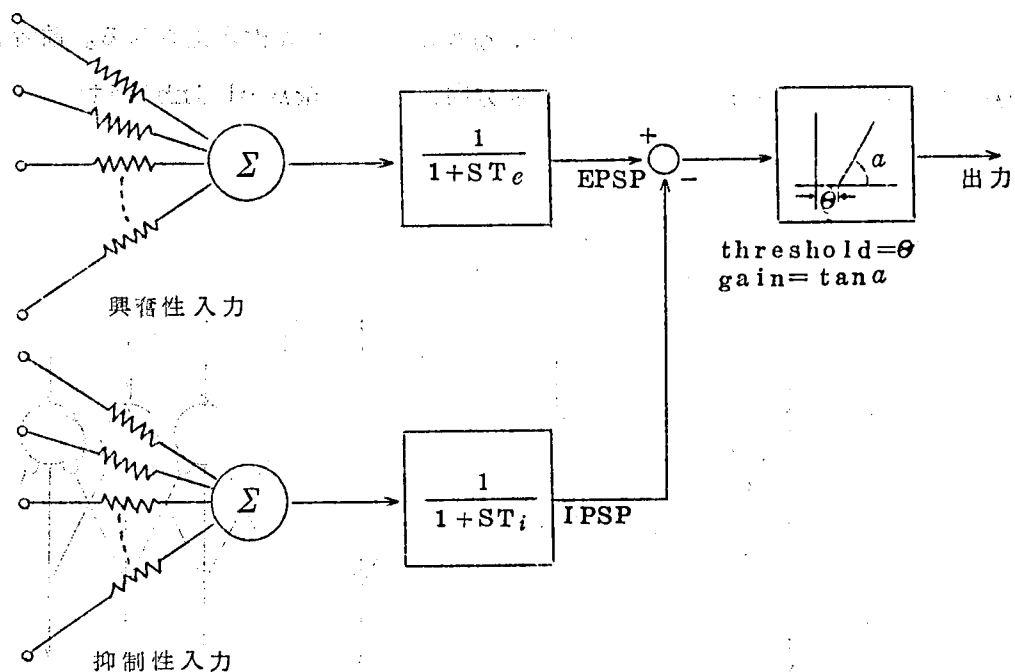


図 2.9 計算機シミュレーションで構成されたニューロンモデル

第3章および第4章は有毛細胞と一次ニューロン間のニューロン回路網に関する研究であるが、一次ニューロンは内部電位が発火のしきい値を越すとパルスが発生することを予期している。

しかし第5章では内部電位からしきい値を差引いた値にニューロンの利得を乗じた値を出力としている。ただしその値が負ならば出力は0とする。

生体の場合には出力の形はパルス信号であるが、パルスの存在自体はむしろ生体の性質によるのであって、情報伝送のためには必ずしも出力の形はパルスでなくアナログ量であっても差しつかえないと考えられる。

したがって第5章ではシミュレーションの便宜上、ニューロンモデルの入出力の形をいずれもアナログ量としてニューロン回路網を構成する。もしニューロンの出力をパルスとして観測することが必要になればニューロンモデルをパルスが発生するモデル（例えば Harmon のニューロマティクス (2-10)）に置き換えることは可能である。

## 2.5 ニューロン回路網

Ratliff 氏 (2-11) により、かぶとがに (Limulus) の視神経間に横に連絡する線維があり、この線維が相互に他を抑制する働きのあることが発見された。このような線維の連絡回路を側抑制 (lateral inhibition) 回路と呼ぶ。

聴覚系については側抑制回路の存在は組織学的には確認されていないが、マスキング効果などからその存在は予測される。

側抑制回路の構造は大別すれば図 2.10 (a), (b) のように二種類が考えられる。前者を順方向抑制 (forward inhibition) といい、後者を逆方向抑制 (backward inhibition) という。

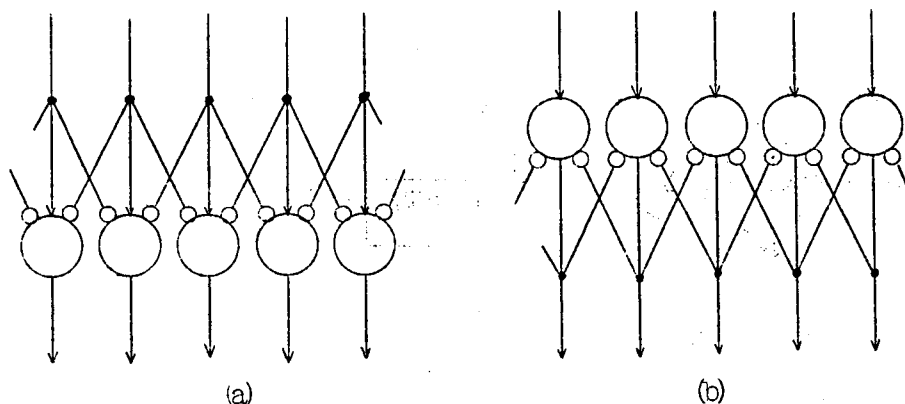


図 2.10 側抑制回路の構造  
(a) 順方向抑制  
(b) 逆方向抑制

この図では、簡単のため両隣りの結合のみを示しているが、実際のモデルは遠方同志も同様の形式で有限個の結合があると考え、この結合の強さの分布を神経結合関数、興奮性結合の強さの分布を示す関数を興奮性神経結合関数、また抑制性結合の強さの分布を示す関数を抑制性神経結合関数と呼ぶことにする。

ここでは2.6に述べる生理学的所見にもとづいて順方向抑制回路についてのみ述べる。

場所  $x$  に対応するニューロンへの入力の大さを  $i(x)$ 、出力の大さを  $o(x)$  とすれば、

$$\begin{aligned} o(x) &= \sum_j i(x - J \cdot \Delta x) \cdot \{W_e(J \cdot \Delta x) - W_i(J \cdot \Delta x)\} \\ &= \sum_j i(x - J \cdot \Delta x) \cdot W_t(J \cdot \Delta x) \end{aligned} \quad (2.5)$$

なる関係式が成立する。

ここで、

$\Delta x$  : 隣接ニューロン間の間隔

$J$  : 整数

$W_e$  : 興奮性神経結合関数

$W_i$  : 抑制性神経結合関数

$W_t$  : 神経結合関数 ( $W_t(J \cdot \Delta x) = W_e(J \cdot \Delta x) - W_i(J \cdot \Delta x)$ )

である。

次に図2.10(a)のニューロンが密に分布している場合を考えると、 $o(x)$  と  $i(x)$  の関係は近似的に次のように表わすことができる。すなわち、

$$o(x) = \int_{-\infty}^{\infty} i(x - \xi) \cdot W_t(\xi) d\xi. \quad (2.6)$$

(2.6) をフーリエ変換すると、

$$O(\mu) = W_t^*(\mu) \cdot I(\mu) \quad (2.7)$$

となる。ここで、 $I(\mu)$ 、 $O(\mu)$  はそれぞれ入力および出力パターンの空間周波数特性を表わし、 $W_t^*(\mu)$  は側抑制回路の空間周波数特性を表わす。

すなわち、(2.7) から、側抑制回路は空間フィルターとして働き、 $W_t^*(\mu)$  したがって  $W_t^*(\xi)$  の選び方によりこのフィルターの特性は決定される。

そこでここでは、神経結合関数を興奮性および抑制性に対して、それぞれ次式のように正規分布曲線とする。

$$\begin{aligned} W_e(\xi) &= \frac{1}{\sqrt{2\pi}\sigma_e} \cdot \exp\left(-\frac{\xi^2}{2\sigma_e^2}\right) \\ W_i(\xi) &= \frac{1}{\sqrt{2\pi}\sigma_i} \cdot \exp\left(-\frac{\xi^2}{2\sigma_i^2}\right) \end{aligned} \quad (2.8)$$



また,

$$W_t(\xi) = W_e(\xi) - K \cdot W_i(\xi) \quad (2.9)$$

ただし,  $K$  は非負の数とし,  $\sigma_e, \sigma_i$  はそれぞれ正数とする。一例としてこの場合の神経結合関数のフィルタ特性を検討する。

$W_t(\xi)$  をフーリエ変換すると,

$$\begin{aligned} W_t(\mu) &= \int_{-\infty}^{\infty} W_t(\xi) \cdot \exp(-j\mu\xi) d\xi \\ &= \exp(-\sigma_e^2 \mu^2 / 2) - K \cdot \exp(-\sigma_i^2 \mu^2 / 2) \end{aligned} \quad (2.10)$$

この空間周波数特性は,  $K, \sigma_e, \sigma_i$  などのパラメータの値により変化する。この状況について考察する。

(1)  $K = 0$  の場合

$$W_t(\mu) = \exp(-\sigma_e^2 \mu^2 / 2) \quad (2.11)$$

となり, 低域フィルタの特性を示している。したがってこの場合の側抑制回路は空間パターンにぼけを与える特性をもつ。 $\sigma_e$  の値は低域フィルタの遮断周波数を決定し,  $\sigma_e$  が小ならば遮断周波数は高くなり, 逆に  $\sigma_e$  が大きくなれば遮断周波数は低くなる。

(2)  $K \neq 0, \sigma_e < \sigma_i$  の場合

この場合の空間周波数特性は, 式(2.10)で表わされるが, 広帯域の低域フィルタの特性から狭帯域の低域フィルタの特性を差し引いた形となっている。

図2.11(a), (b), (c)は  $2\sigma_e = \sigma_i$  とし, それぞれ  $K = 0.5, K = 1.0$  および  $K = 1.5$  とした場合の周波数特性の計算例を示している。(a), (b)の場合には帯域フィルタ特性であるが, (c)の場合には低域が逆位相となる。

周波数帯域幅は  $\sigma_e$  と  $\sigma_i$  の差が大きくなるにしたがって広がる。

(3)  $K \neq 0, \sigma_e > \sigma_i$  の場合

この場合の空間周波数特性は(2)の場合とは全く逆相になり, したがって空間パターンも(2)の場合とは正負が逆転する。

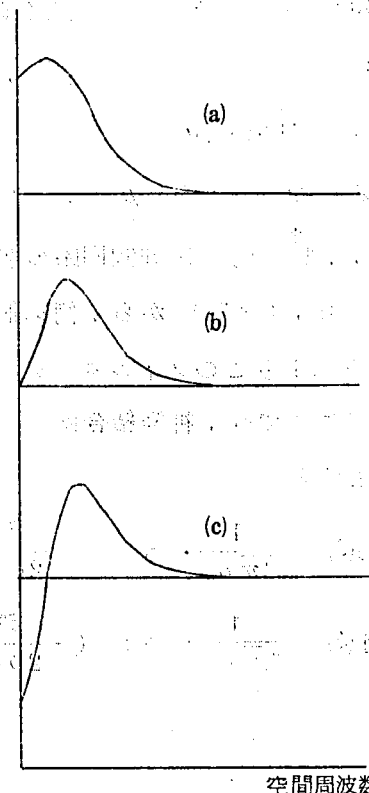


図2.11 ニューロン回路網の空間周波数特性

## 2.6 聴覚神経経路

図 2.12 (2-12) は有毛細胞からはじまり大脳皮質聴覚領に至る求心性の聴覚神経経路を示す。図中、1本の線に示した径路は多数の神経線維が走っている。また○印はニューロンの集合部位をあらわし、○印の中の数字はニューロンの次数（有毛細胞からそのニューロンまでパルスが到達するために、最小限通過するシナプスの数）を示す。各部位の名称の後の数字はその部位のニューロンの数を表わしており（2-13），末梢から中枢に向かうにしたがってその数は多くなっている。

なおこの径路とは別に遠心性径路（中枢から末梢へ向かう径路）も存在するが、ここでは後に述べる（3.1 および 5.2）理由により省略する。

次に、図 2.13 は聴覚系の求心径路のうち、主要な径路を簡易化して示したものである。聴覚情報は基底膜から大脳皮質聴覚領まで図のような径路を多チャンネルで相互に干渉しながら伝送されている。

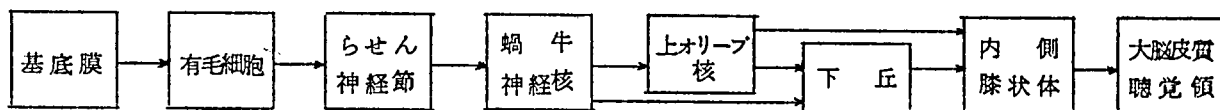


図 2.13 聴覚情報の伝送経路

第 3 章以後の問題は各伝送経路のチャンネル間の干渉の様式を具体的なニューロン回路網として機械系（ソフトウェアでもよい）に置き換えられるような形として実現することである。

## 2.7 本章のまとめ

- (1) 聴覚系を構成する要素，すなわち中耳，基底膜，有毛細胞およびニューロンに関する生理学的所見を工学的見地から整理し，それらの機能を工学的に表現するためのモデルについて述べた。
- (2) ニューロン回路網の空間フィルタ的特性は，ニューロンの興奮性結合および抑制性結合の空間的ひろがりの標準偏差  $\sigma_e$  および  $\sigma_i$ ，および抑制の強さ  $K$  の値の組み合わせにより

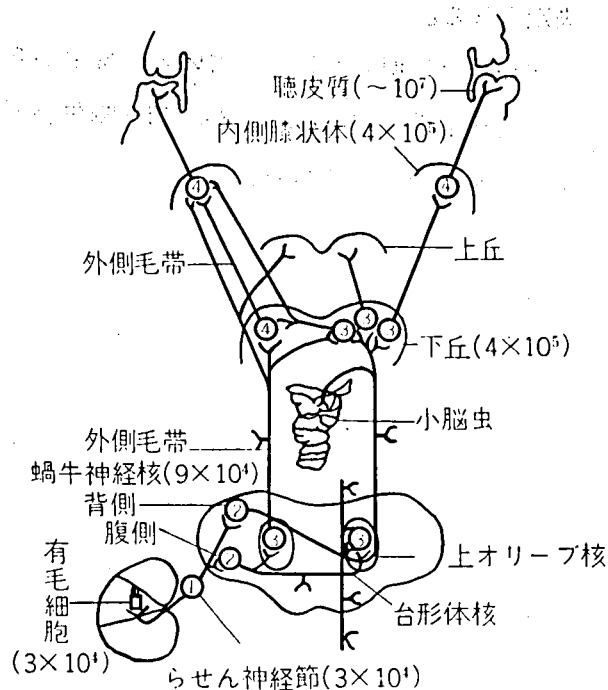
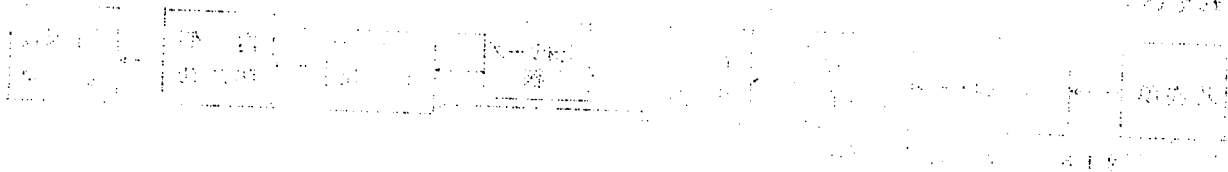


図 2.12 有毛細胞から大脳皮質聴覚領に至る求心性神経経路

決定される。

- (3) 現在までに明らかにされている基底膜から大脳皮質聴覚領に至る求心性の聴覚神経径路は、基底膜－有毛細胞－らせん神経節－蝸牛神経核－下丘－内側膝状体－大脳皮質聴覚領の多チャンネル伝送径路である。



### 第3章 聴覚末梢系のニューロン回路網モデル<sup>(3-1)</sup>

この章では、聴覚末梢系（ここでは基底膜から一次ニューロンの段階までの間をさす）に関して、これまでに組織学的には明らかにされていない抑制性のニューロン回路網は存在するかどうか、もし存在するとすれば組織学的にはどのような形として存在するのか、またニューロンの結合様式はどのようになるべきかという問題について考察する。

3.1 では有毛細胞と一次ニューロン間のニューロン回路網を推測するための手がかりとなる生理実験データおよびこれらのデータを説明することのできるようなメカニズムを探求する従来の研究を概観し、この研究の方針を述べる。

3.2 では、末梢系のモデルの具体的な構成法および一次ニューロンの応答野および抑制野の計算法について述べる。

3.3 ではモデルにおいて応答野と抑制野を実際に計算するためのプログラムの概要について述べる。

3.4 では、モデルにおいて有毛細胞と一次ニューロン間の結合様式を種々変化させて応答野および抑制野をそれぞれ計算し、これらの形が結合様式の変化によってどのように変化するかを調べる。

3.5 では、応答野および抑制野に関する生理実験データとモデルよりの計算結果を比較検討し、基本的には有毛細胞と一次ニューロン間に何らかの抑制性結合の存在することを予測する。また応答野の形の多様性、一次ニューロンにおけるマスキング効果などについて生理実験データと計算結果を比較し、側抑制メカニズムの様式などについて討論を行う。

3.6 では、モデルによってその存在を予測した側抑制メカニズムが組織学的にはどのような可能性があるかについて考察する。

3.7 では、生理学的な手法では測定が困難である一次ニューロン層上の単一正弦波入力に対する応答の空間パターンを計算し、基底膜の振動の空間パターンと比較し、一次ニューロン層で空間的なシャープニング現象が生じていることを予測する。

3.8 では、Pfeifferのモデルとの関連性について述べる。

#### 3.1 末梢系モデル構成の方針

最近の聴覚生理学の実験結果によって、一次ニューロンの周波数選択度のせん鋭さと二音抑制現象が明らかにされてきた。それらの結果によれば、一次ニューロンはほぼV字形をした応答野（tuning curve ともいい、単一ニューロンの単一正弦波音刺激に対する「周波数対強さ」平面上の応答範囲）の中の音刺激に対して応答し、また一つの音に対する応答はその音

の周波数よりわずかに高いかあるいはわずかに低い第二の音により抑制される。この第一音に対する応答を完全に抑制する第二音の「周波数対強さ」平面上の範囲を抑制野と呼んでいる。

(3-2)  
一つの例として、Sachs and Kiang<sup>(3-2)</sup>により観測された猫の一次ニューロンの応答野と抑制野を図3.1に示す。横軸は刺激音の周波数、縦軸はあぶみ骨の変位であるがほぼ音圧に対応

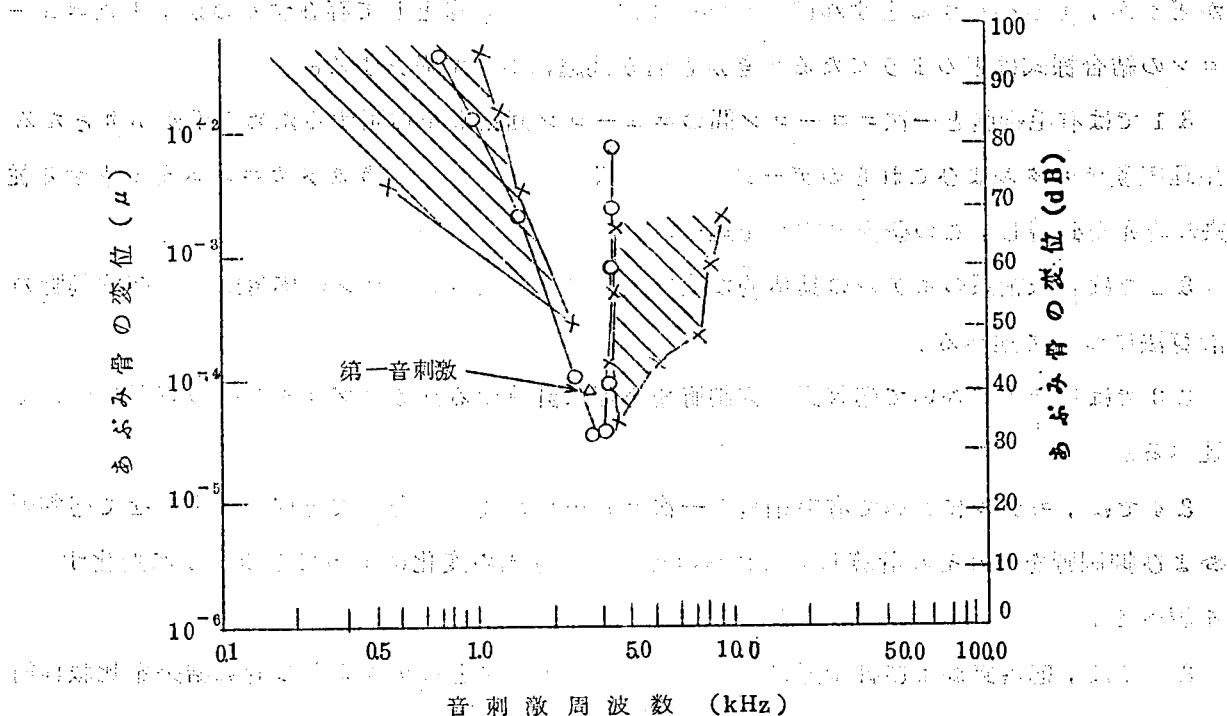


図3.1 一次ニューロンの応答野と抑制野

する。○印を接続した線は応答野の境界を表わし、斜線の領域は△印で示される第一音に対する抑制野を示している。またニューロンの最も感度のよい（発火のしきい値の低い）周波数を特徴周波数と呼んでいる。この場合の特徴周波数は3.12 kHzである。

一般的にいて、応答野の形は図2.3に示される基底膜の共振曲線から予測されるよりも鋭い形となっている。この効果を周波数選択性のシャープニング効果と呼ぶことにする。

一次ニューロンにおけるこの周波数選択性のシャープニング効果あるいは二音抑制現象を説明するために、これまでいくつかのメカニズムが提案されてきた。

(3-3)  
Furman and Frishkopf<sup>(3-3)</sup>は、もし蝸牛内に存在するエレメント（有毛細胞および一次ニューロンを指している）間に順方向あるいは逆方向の抑制性結合があれば、それらの結合はエレメント上の興奮性応答の空間パターンのシャープニング効果を生ぜしめることができると報告した。この効果は単一ニューロンの周波数選択性をせん鋭化することに結びつくと考えられるが、かれらは実際に応答野の計算は行っていない。

それでは組織学的には順方向あるいは逆方向の抑制性結合の存在する可能性はどうであろうか。

まず蝸牛中においては通常の意味での順方向の抑制性結合（すなわち抑制性シナプスによる

抑制性結合)は発見されておらず、またこのような抑制性結合の存在する可能性はほとんどないといわれている。

一方、逆方向抑制結合としては、上オリブ核から有毛細胞に至るオリブ蝸牛束が知られている。しかし、この線維の音刺激に対する発火のしきい値は求心性線維のそれに比べてはるかに高く、また線維の数も少ないので、オリブ蝸牛束は応答野を定める曲線にはほとんど影響を与えていないと考えられる。

(3-4)

また Nomoto, Suga and Katsuki は、生理実験により二音抑制の潜時(音刺激のはじめから興奮あるいは抑制の反応が生じるまでの時間)は興奮性の潜時に等しいことを見出し、二音抑制現象は潜時の大きいオリブ蝸牛束によるものではないことを示した。

このように一次ニューロンの周波数選択性および二音抑制現象を説明するためには現在の生理学、組織学的知見では困難である。このため、抑制性結合を考えずにこれらの現象を説明しようとする主張がなされている。

(3-5)

Rhode は、基底膜が、観測されている場所の特徴周波数附近では入力音圧に対して非線形的に振動することを発見した。かれは応答野のせん鋭さはこの非線形性により説明できると主張している。しかし彼の考えだけでは、ほぼ同じ特徴周波数のニューロンの応答野のせん鋭さが相異なること(図3.8参照)を説明することができないと考えられる。

(3-6)

Pfeiffer は、図3.2に示されるような二つの帯域フィルターと一つの実非線形要素から成るモデルにより、一次ニューロンの二音抑制現象のメカニズムを説明しようと試みた。かれのモデルにおいては、第一の帯

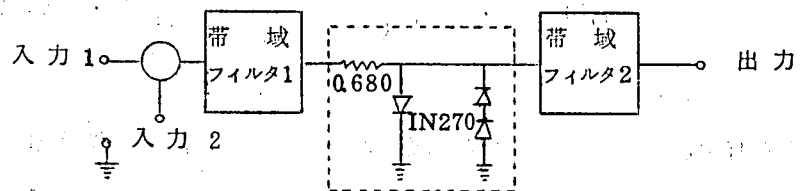


図3.2 Pfeifferのモデル

域フィルターはあぶみ骨

から基底膜上の特定の場所までの伝送系の特性を表わしているであろう。しかしながら、第二の帯域フィルターが聴覚系に存在することは解剖学的な根拠がなく、このフィルターが生体の中で何に対応するのかという問題が残されている(3.8参照)。

以上述べたように、現段階では一次ニューロンの応答野のせん鋭さと二音抑制現象(抑制野の存在)をともに説明でき、かつ組織学的な可能性を追求した有毛細胞と一次ニューロン間のメカニズムのモデルはまだ提案されていない。

この章の課題は上述の生理実験データを説明でき、かつ組織学的な可能性までを追求したモデルを有毛細胞と一次ニューロン細胞体の間の隣接する神経線維間に抑制性の干渉が生じるという仮定のもとに工学的に実現できる形で構成していくことである。

### 3.2 モデルの構成

この節では基底膜から有毛細胞をへて一次ニューロンまでの段階のモデルを計算機シミュレーションにより図 3.3 のように構成し、有毛細胞と一次ニューロン間の順方向側抑制回路の存否、存在するとすればその結合様式などについて検討する。

基底膜モデルとしては式 (2.2)

の Flanagan のモデルを使用する。音刺激入力

以下の共振周波数範囲でのみ、共振周波数による最大振幅の変化を測定しているが、この変化は 2000 Hz 以上の範囲では平坦になることが予

測される。そこでここでは、式 (2.2) の振幅要素は省略して計算する。

すなわち、前庭窓から、基底膜上の特徴周波数が  $\beta/2\pi$  である場所までの伝送系の伝達関数は

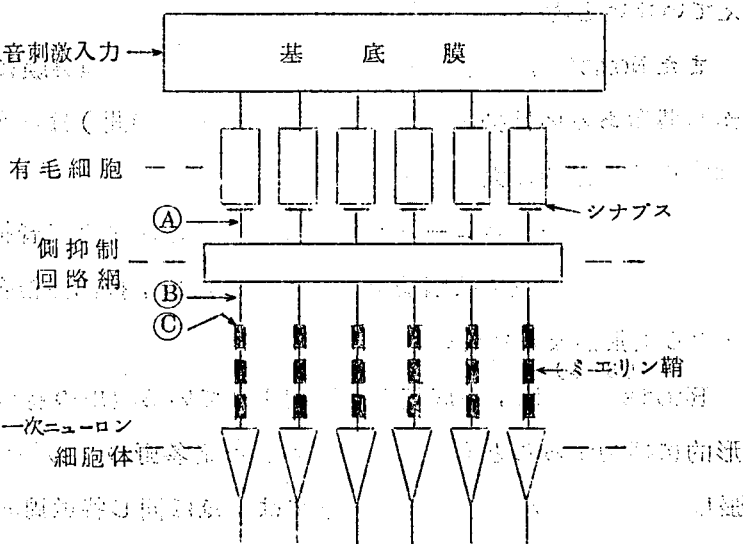


図 3.3 聴覚末梢系モデルの構成図

$$F(s, \beta) = \beta^4 \cdot \frac{s^2 + 2\alpha s + (\alpha^2 - \beta^2/3)}{\{(s + \alpha)^2 + \beta^2\}^3} \cdot \exp(-3\pi s/4\beta) \quad (3.1)$$

と表わされる。

さて有毛細胞の特性は半波整流と仮定しており、また有毛細胞と一次ニューロンの神経線維先端の部分は一次遅れ要素で近似しているから、音刺激周波数が十分高ければ、一次ニューロンの神経線維先端部の電位 (E P S P) は滑らかで、基底膜変位の振幅に比例した一定値となるである。

以後、応答野と抑制野は E P S P が滑らかでその振幅が基底膜変位の振幅に比例しているという条件で計算する。

図 3.3 において特徴周波数が  $\beta/2\pi$  である神経線維 (図 3.3 の A 点) の周波数が  $\omega/2\pi$  で単位音圧の正弦波に対する E P S P は次のように表現することができる。

すなわち

$$P(\omega, \beta) = c \cdot |F(j\omega, \beta)| \quad (3.2)$$

\* 有毛細胞の特徴周波数とは、その有毛細胞が位置している基底膜の特徴周波数 (2.2 脚注参照) をいい、また一次ニューロンの神経線維の特徴周波数とは、その神経線維が (興奮性の) 結合をしている有毛細胞の特徴周波数をいう。

ここで $c$ は比例定数であって、以後 $c = 1$ としてとりあつかう。

次にもし特徴周波数が $\beta/2\pi$ である神経線維をもつ一つの一次ニューロンが2M個の隣接する神経線維から抑制性的の影響を受けるならば、そのニューロンの単位音圧の音刺激に対する内部電位（図3.3のB点の電位）は次のように表現することができる。

すなわち、

$$n(\omega, \beta) = WE \cdot P(\omega, \beta) - \sum_{\substack{i=-M \\ i \neq 0}}^{i=+M} \{WI_i \cdot P(\omega, \beta_i)\} \quad (3.3)$$

ここで $WE$ はEPSPから興奮性電位（正電位）への変換係数、 $WI$ は隣接する神経線維から受ける抑制の影響を表わす係数で非負の数とし、それぞれ興奮性結合係数および抑制性結合係数と呼ぶことにする。

したがって式(3.3)の右辺第一項は内部電位に対する興奮性的影響を、また第二項は2M本の神経線維からの抑制性的影響を表わしている。

以後、神経結合の状態を図式表現で示すことがある。一例として、もし神経結合のパラメータが、

$$\left. \begin{aligned} WE &= 1 \\ WI_i &= \begin{cases} 0.5 & i = \pm 1 \text{ のとき} \\ 0 & i \neq \pm 1 \text{ のとき} \end{cases} \\ d_1 = \beta_1 / \beta &= 4/12 \text{ オクターブ} \\ d_2 = \beta / \beta_{-1} &= 4/12 \text{ オクターブ} \end{aligned} \right\} \quad (3.4)$$

ならば神経結合の状態は図3.4のように示される。

(3.3)

(3.4) (3.5)

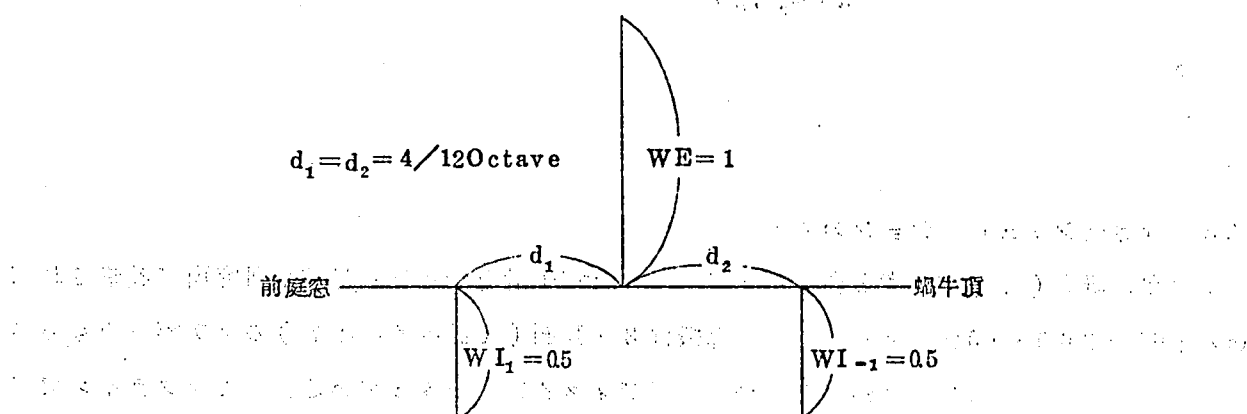


図3.4 神経結合状態の図式表現例

※ ニューロンの特徴周波数とは前述のように、ニューロンの発火のしきい値の最も低い周波数をいう。このニューロンの特徴周波数は、抑制性結合の影響によって、そのニューロンの神経線維（側抑制回路よりも末梢側）の特徴周波数とは必ずしも正確に等しくはならない。ニューロンの特徴周波数は、そのニューロンの内部電位を計算してはじめて決定されるものである。しかしここでは、やや厳密さを欠くが、表現の便宜上、混乱のない場合にはニューロンの特徴周波数とは、そのニューロンのもつ神経線維の特徴周波数をいうことにする。



この場合，ニューロンの内部電位は式(33)から，

$$n(\omega, \beta) = P(\omega, \beta) - 0.5 \cdot \{ P(\omega, \beta \cdot 2^{-\frac{4}{12}}) + P(\omega, \beta \cdot 2^{+\frac{4}{12}}) \} \quad (35)$$

となる。

さて，ニューロンから発生するパルスは，内部電位が発火のしきい値を越えたときに神経線維のミエリン鞘(36参照)の先端の部分(図38のC点)から発生していると考えられている。

内部電位の大きさは入力音圧に対して線形であるから特徴周波数が $\beta/2\pi$ であるニューロンの応答野の境界は次式のように与えられる。

すなわち，

$$r(\omega, \beta) = \theta / n(\omega, \beta) \quad (36)$$

ここで， $\theta$  はニューロンが発火するために必要な内部電位のしきい値である。

さて次に，特徴周波数が $\beta/2\pi$ である一つのニューロンが周波数 $\omega_1/2\pi$ で音圧 $I_1$ の第一音刺激に対して応答しているとする。そのとき周波数が $\omega_2/2\pi$ で音圧 $I_2$ であるような第二音刺激がそのニューロンの第一音刺激に対する応答をちょうど抑制したとすると，次の関係が成立する。

$$I_1 \cdot n(\omega_1, \beta) + I_2 \cdot n(\omega_2, \beta) = \theta \quad (37)$$

したがって抑制野の境界は，式(37)を変形して

$$I_2(\omega_2, \beta) = \frac{\theta - I_1 \cdot n(\omega_1, \beta)}{n(\omega_2, \beta)} \quad (38)$$

となる。

### 3.3 計算機シミュレーションの方法

本論文の研究(4章，5章も含めて)に使用した電子計算機はNHK技術研究所に設置されているIBM/360-40Gである。この計算機は32K語(1語=4バイト)のコア容量をもちさらに外部に二台の磁気テープ装置と5台の磁気ディスク装置をもっている。またオフラインでXYプロッターを使用することができる。

命令のプログラムはFORTRAN-IVによって書いた。

さて計算機のプログラムは式(36)および式(38)でそれぞれ計算される応答野および抑制野を種々のニューロン結合様式のもとで計算し，図示することを目的としている。以下プログラムの概要を述べる。

まずプログラムの構成は主プログラムと三つの副プログラム(サブルーチン)から成っている。

副プログラムBM (FP, FI, AMP) は、式 (32) の  $\beta/2\pi$  (= FP),  $\omega/2\pi$  (= FI) を与えて基底膜の振動振幅の絶対値  $|F(j\omega, \beta)|$  (= AMP) を求めるためのプログラムである。

また副プログラムXYFRAMは応答野、抑制野を図示するグラフの枠をXYプロッターで画くためのプログラムである。

さらに副プログラムXYRESP (X, Y, N) は、X座標、Y座標の値をN個のデータだけ与えてグラフをXYプロッターで画くためのプログラムである。

次にプログラムの一例として図34の神経結合様式における応答野と抑制野を計算しXYプロッターで図示するプログラムの主要部分のフローチャートを図35に示し、フローチャートにしたがってプログラムの概要を説明する(以下の番号はフローチャート各欄の左に付した番号に対応する。)

- ① 特徴周波数 (FP) を 4000 Hz に設定する。
- ② 抑制性結合係数の値 (K) を 0.5 に設定する。
- ③ 抑制の影響をもたらず神経線維に対応する基底膜上の特徴周波数 (FPL および FPH) をそれぞれ 4000 Hz より  $4/12$  オクターブ低い周波数および  $4/12$  オクターブ高い周波数に設定する (\* は積をあらわす記号である)。
- ④ 抑制野を測定するときの第一音の音圧  $I_1$  を発火のしきい値の音圧より 6 dB 高く、すなわち 2 倍と設定する。したがって  $I_1$  による内部電位 (P6DBUP) は  $\theta$  の 2 倍となる。
- ⑤ 一つの入力周波数に対する⑤までの演算を、J を 1 きざみで変化させて 600 回くり返すことを指定する。
- ⑥ 入力周波数 (FI) を計算する。入力周波数は 250 Hz から 16000 Hz まで  $1/100$  オクターブきざみで変化させる。
- ⑦ 特徴周波数および入力周波数を与えて、基底膜の振動振幅を計算する。
- ⑧ ニューロンの内部電位 (P5) を式 (35) にしたがって計算する。
- ⑨ P5 が負であるかどうかを判定する。
- ⑩ 応答野の境界値 (RR), そのデシベル値 (ARR (J)) を計算し、また抑制野の境界値 (R5) は無限大となるがここでは便宜上 999 とおき、R5 のデシベル値 (AR5 (J)) も 999 とおく。
- ⑪ RR および ARR (J) を便宜上ともに 999 とおく。また R5 および AR5 (J) を計算する。
- ⑫ 計算結果を印刷する。
- ⑬ ⑬までの演算を J を 1 きざみで変化させて 600 回くり返すことを指定する。
- ⑭ 応答野、抑制野の境界を定める曲線 (それぞれ YY (J) および Y5 (J) また X 軸は X (J)) をグラフとして希望する大きさに変換する。

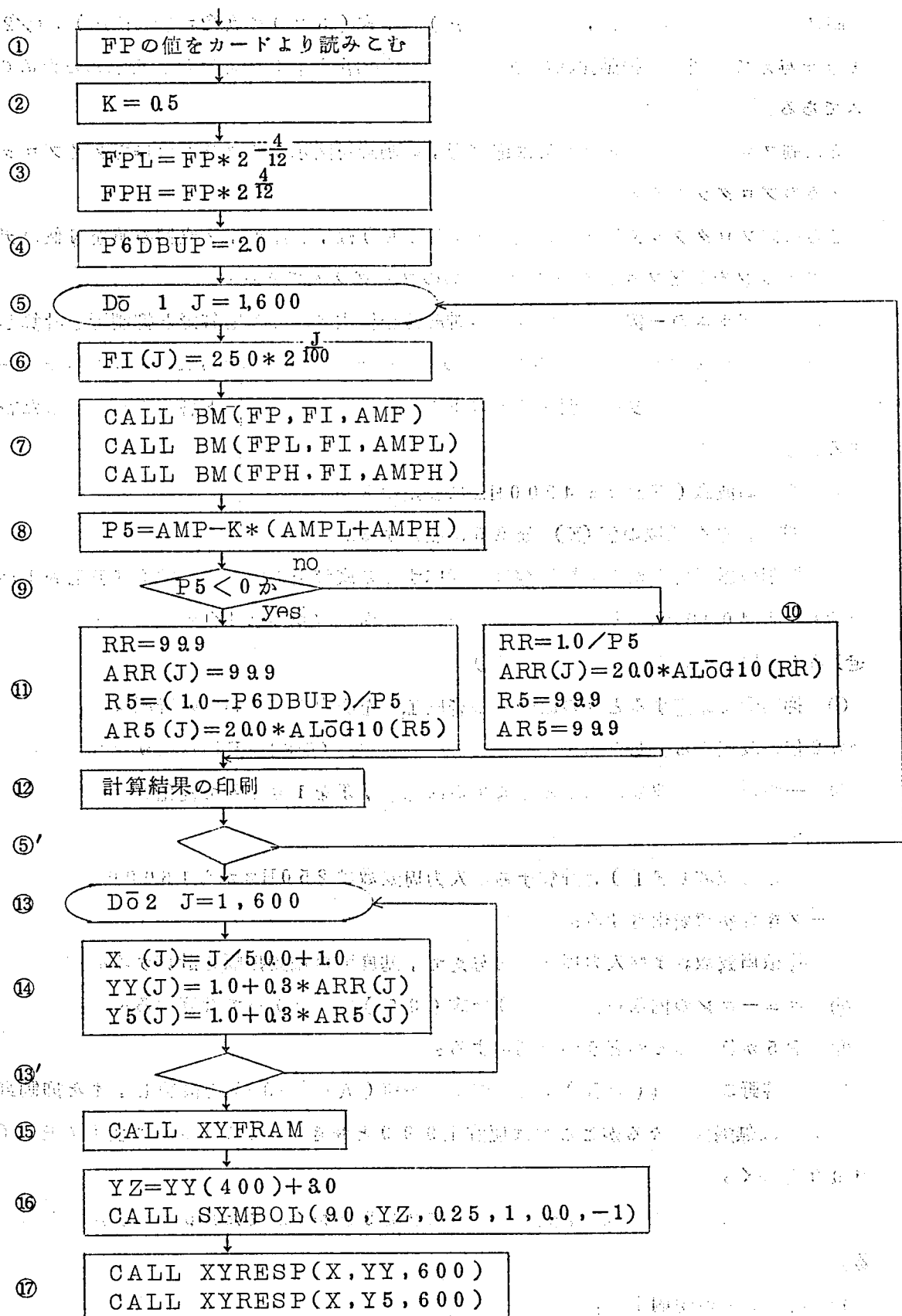


図 3.5 応答野および抑制野を計算し図示するためのフローチャート図 (単位: dB)

- ⑮ たて軸，横軸および目盛などをグラフのためにXYプロッターで画くことを指示する。
- ⑯ 第一音刺激の場所を周波数対音圧のグラフ上にXYプロッターで画くことを指示する。
- ⑰ 応答野，抑制野の境界を定める曲線をXYプロッターで画くことを指示する。

以上の演算の結果，計算結果はラインプリンター上に印刷され，また磁気テープにはXYプロッターへの指令が書き込まれる。この磁気テープをオフラインのXYプロッターにかけることにより，次節で示すような応答野および抑制野を示した図を得ることができる。

### 3.4 神経結合様式の変化による応答野および抑制野の変化

一つのニューロンに対して一つの有毛細胞からのみ興奮性結合がある場合を考えれば，神経結合の様式を，抑制性結合に着目して定性的には次の四種類に分類することができる。

すなわち，

- a) 抑制性結合の存在しない場合
- b) 蝸牛頂側からの抑制性結合のみが存在する場合
- c) 前庭窓側からの抑制性結合のみが存在する場合
- d) 蝸牛頂側と前庭窓側の両側から抑制性結合が存在する場合

である。簡単のために抑制性結合は前庭窓側と蝸牛頂側からたかだか各一本のみ存在する場合を考えると，特徴周波数が $\beta/2\pi$ であるニューロンの，周波数が $\omega/2\pi$ で単位音圧の音刺激に対する内部電位 $n(\omega, \beta)$ は式(3.3)から，

$$n(\omega, \beta) = WE \cdot P(\omega, \beta) - WI_{-1} \cdot P(\omega, \beta - 1) - WI_1 \cdot P(\omega, \beta + 1) \quad (3.9)$$

となる。

式(3.9)において上述の四種の場合は次のように表わされる。すなわち，

- (a)  $WI_{-1} = WI_1 = 0$
- (b)  $WI_{-1} > 0, \quad WI_1 = 0$
- (c)  $WI_{-1} = 0, \quad WI_1 > 0$
- (d)  $WI_{-1} > 0, \quad WI_1 > 0$

次にこれら四種の神経結合様式により，応答野および抑制野がどのように特徴的な変化を呈するかについて計算を行って調べる。

ここではニューロンの特徴周波数によって応答野と抑制野の特徴的な性質は変わらないと考えられるから，一つの例として，特徴周波数が4000Hzの一次ニューロンの応答野および抑制野を計算し，XYプロッターで表示する。抑制野は第一音刺激の音圧により上下方向に平行

移動するが形は変化しない。そこでここでは抑制野を次のような条件で計算する。

第一音周波数：そのニューロンの特徴周波数

第一音音圧：そのニューロンのしきい値上 6 dB の強さ

式(3.2)における  $c$ ，式(3.6)における  $\theta$  および式(3.9)における  $WE$  の値はそれぞれ 1 として計算するが，このことによって一般性は失われない。

まず(a)の場合について考えると，式(3.2)，式(3.9)および式(3.10)より，ニューロンの内部電位は，

$$\begin{aligned} n(\omega, \beta) &= P(\omega, \beta) \\ &= F(j\omega, \beta) \end{aligned} \quad (3.11)$$

したがって応答野は式(3.6)より，

$$\begin{aligned} r(\omega, \beta) &= \frac{1}{n(\omega, \beta)} \\ &= \frac{1}{|F(j\omega, \beta)|} \end{aligned} \quad (3.12)$$

として求めることができる。すなわち応答野は基底膜の振幅の周波数特性の逆数として計算される。

さて次に上述の第一音刺激に対する抑制野について考える。第一音の周波数を  $\omega_1/2\pi$ ，第二音の周波数を  $\omega_2/2\pi$  とする。第一音の音圧はしきい値上 6 dB であるから，式(3.12)より

$$I_1 = \frac{2}{n(\omega_1, \beta)} \quad (3.13)$$

となり，この値を式(3.8)に代入すると，

$$I_2(\omega_2, \beta_2) = \frac{-1}{n(\omega_2, \beta)} \quad (3.14)$$

となる。

抑制野が存在するためには

$$n(\omega_2, \beta) < 0 \quad (3.15)$$

とならなければならないが，式(3.11)より，

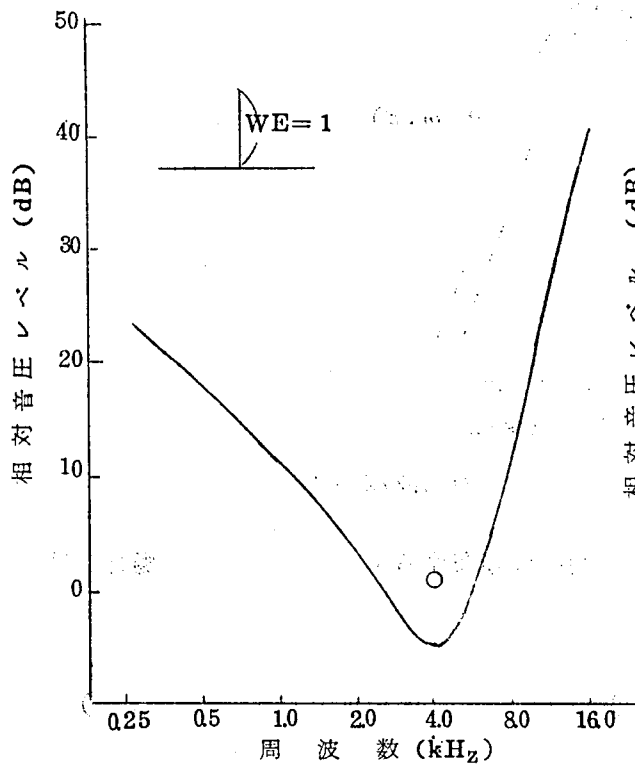
$$n(\omega_2, \beta) = F(j\omega_2, \beta) > 0 \quad (3.16)$$

となり， $n(\omega_2, \beta)$  は負とはならない。このことは(a)の場合には抑制野は存在しないことを意味している。

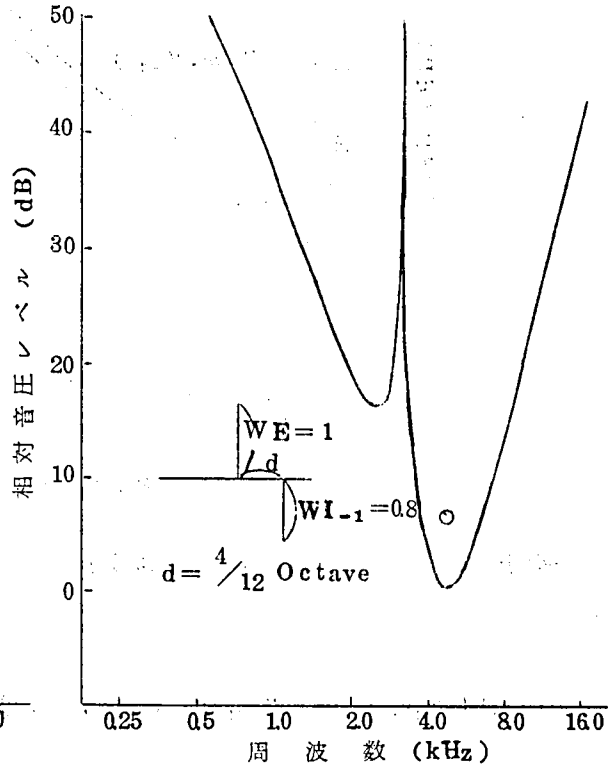
図 3 6 (a) は式 ( 3 1 2 ) で計算された応答野を X Y プロッターで表示したものである。○印で示す第一音刺激に対する抑制野は生じていない。

次に (b) の場合について考える。式 ( 3 1 0 ) より  $WI_1 = 0$  であるから、内部電位は式 ( 3 9 ) より、

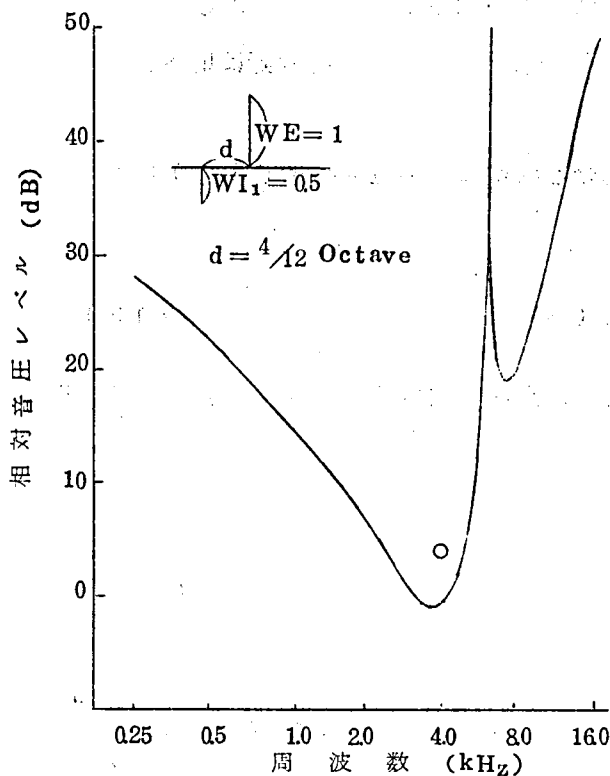
$$n(\omega, \beta) = P(\omega, \beta) - WI_{-1} \cdot P(\omega, \beta_{-1}) \quad (317)$$



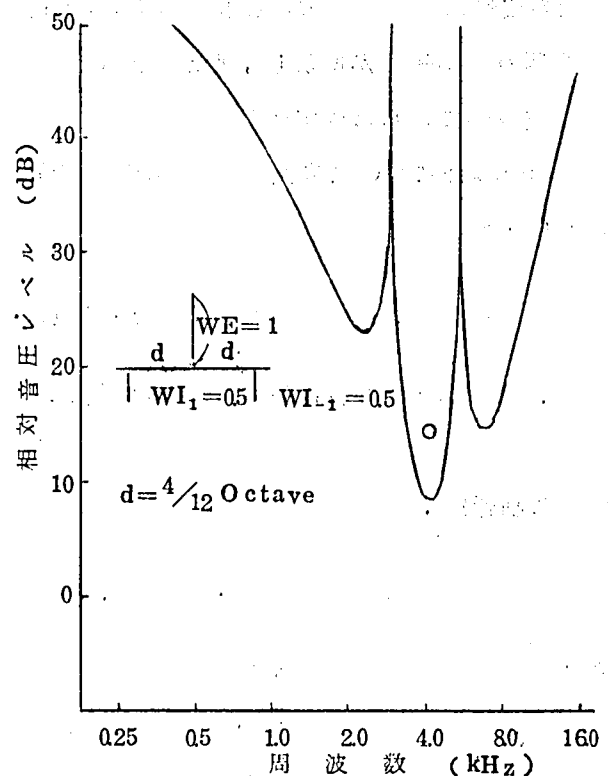
(a) 抑制性結合のない場合



(b) 蝸牛頂からの抑制性結合のみが存在する場合



(c) 前庭窓側からの抑制性結合のみが存在する場合



(d) 蝸牛頂側と前庭窓側の両側から抑制性結合の存在する場合

図 3 6 応答野と抑制野の計算例

となる。ここで  $\beta > \beta_{-1}$  であるから、図 3.7 に示すように  $P(\omega, \beta_{-1})$  の最大値は  $P(\omega, \beta)$  の最大値より  $\omega$  軸上の低い側に存在する。したがって  $n(\omega, \beta)$  は低い周波数では急激に減少し、また  $n(\omega, \beta)$  の逆数として計算される応答野は低周波側が急峻になるであろう。

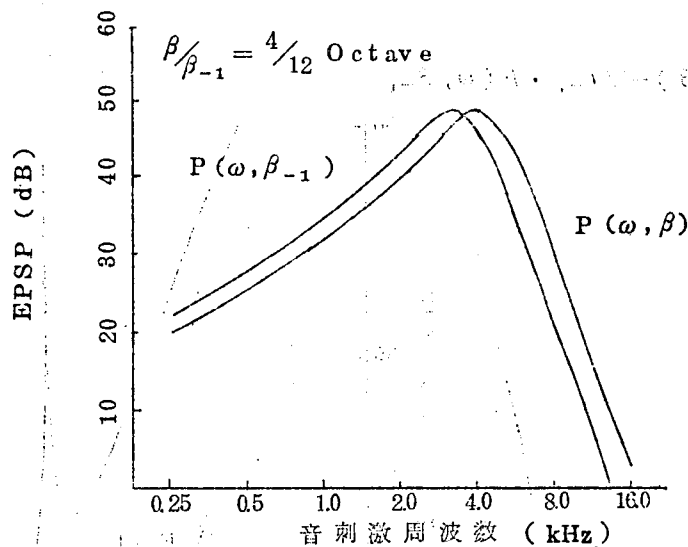


図 3.7 一次ニューロン神経線維の EPSP の周波数特性

また抑制野は式 (3.8) において分母が負になる範囲に存在する。したがってこの場合には抑制野は

$$P(\omega_2, \beta) < WI_{-1} \cdot P(\omega_2, \beta_{-1}) \quad (3.18)$$

を満足するような  $\omega_2$  の範囲に存在する。すなわちこの場合は図 3.7 から予測されるように抑制野は低周波側に存在するであろう。図 3.6 (b) は計算結果の一例を示したものである。応答野は低周波側のせん鋭さが増加し、また○印で示される第一音刺激に対する抑制野は応答野よりも低い周波数側にあらわれている。

次に(c)の場合について考える。この場合は(b)の場合とは逆に内部電位は式 (3.9) および式 (3.10) から

$$n(\omega, \beta) = P(\omega, \beta) - WI_1 \cdot P(\omega, \beta_1) \quad (3.19)$$

となり、 $\beta < \beta_1$  であるから(b)の場合とは逆に、応答野は高周波側のせん鋭さが増加するであろう。

また抑制野は、

$$P(\omega_2, \beta) < WI_1 \cdot P(\omega_2, \beta_1) \quad (3.20)$$

を満足する  $\omega_2$  の範囲に存在する。

この場合の計算例を図 3.6 (c) に示す。図 3.6 (b) とは逆に、応答野は高周波側のせん鋭さが増加し、抑制野は高周波側にあらわれていることがわかる。

最後に(d)の場合について考える。内部電位は式(39)で表わされるようになり、 $\beta_{-1} < \beta < \beta_1$ であるから、応答野は高周波側、低周波側ともにせん鋭化されるであろう。

また抑制野は、

$$P(\omega_2, \beta) < WI_{-1} \cdot P(\omega_2, \beta_{-1}) + WI_1 \cdot P(\omega_2, \beta_1) \quad (321)$$

を満足する $\omega_2$ の範囲にあらわれる。

この場合の計算例を図36(d)に示す。応答野の高周波側、低周波側ともにせん鋭化され、抑制野は応答野の両側にあらわれ、また $WI_{-1} = WI$ とすれば、抑制野は高周波側が低周波側に比べて下方に伸び、抑制周波数範囲は低周波側が広いという生理実験データ<sup>(3-2)</sup>と同様の傾向を示している。

### 3.5 生理実験データとの関連性

#### 3.5.1 計算結果と生理実験データとの対応による側抑制機構の予測

生理実験により観測されている一次ニューロンの応答野と抑制野に関する定性的な性質をまとめると次の事項があげられる。

- (a) 応答野は一般的にはV字形をしている。
- (b) 特徴周波数の両側に抑制野が存在する。
- (c) 低周波側の抑制野よりも高周波側の抑制野の方が下方に伸びている。

これらの性質を満たすような神経結合様式は34にあげた四種の神経結合様式のうちの第四番目に対応するもののみである。したがって「単一の一次ニューロンに対して、蝸牛頂と前庭窓の両側からの抑制性結合が存在する。」ことが予測される。

#### 3.5.2 応答野の形の多様性

(1) Kiang, Watanabe<sup>(3-8)</sup>によれば、応答野の形のせん鋭さを示す尺度として、“Q”なる量が導入され次のように定義されている。

すなわち、

$$Q = \frac{\text{特徴周波数}}{\text{しきい値上10 dBの帯域幅}} \quad (322)$$

さらに生理実験によれば、多くの一次ニューロンについてのQの値が図3.8のように観測されている。<sup>(3-8)</sup>

この結果によれば、各ニューロンの示すQの値は非常に差が大きく、特にほとんど同じ特徴周波数をもつニューロンのQでさえ非常に大きなばらつきがある。



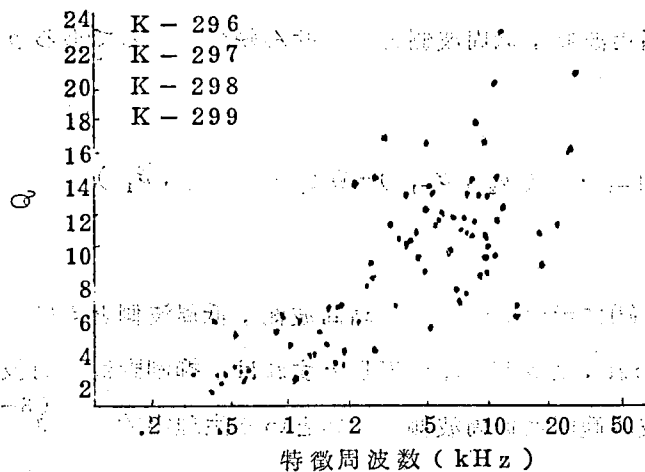


図 3.8 一次ニューロンの  $Q$

この現象は、3.2で述べたようにRhode の考えでは説明できない。そこで生体におけるこの現象は、神経結合様式がニューロンにより異なっていると考え、 $WI_{-1}$  および  $WI_1$  を変化させて応答野を計算し、さらに  $Q$  の値を計算した。

その結果は図 3.9 および表 3.1 に示されているように抑制の強さが大になるにしたがって応答野の形が鋭くなり  $Q$  の値が大きくなることがわかる。

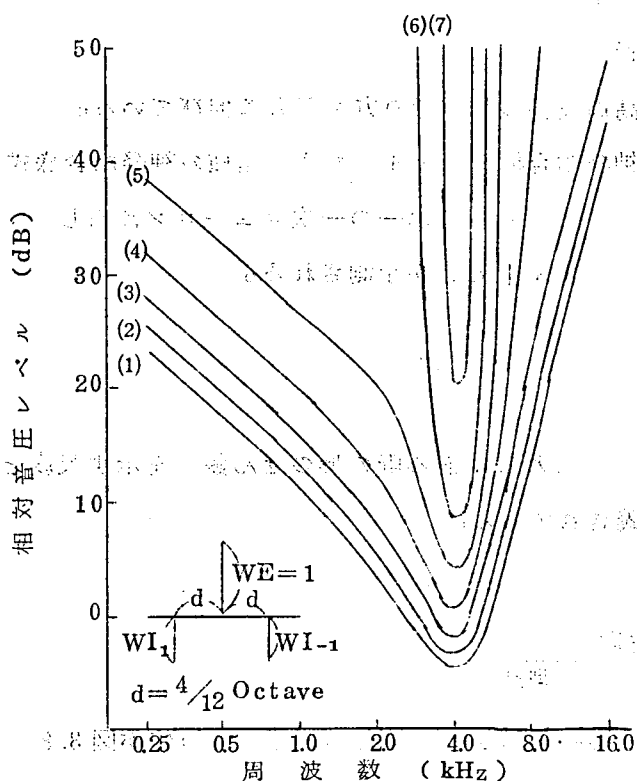


図 3.9 抑制の強さを变化させて計算した応答野の例

またニューロンに抑制入力を与える神経線維までの距離 $d$ を変化させて応答野および $Q$ の値の計算を行った。

この結果を図310および表32に示している。 $d$ の値を小さくしていくと応答野の形は鋭くなり $Q$ の値は大きくなっていく傾向がみられる。

すなわち、神経結合のパラメータは一定ではなく、ばらつきがあることを考えれば、 $Q$ の値の多様性を説明することができる。

$WI_1 (=WI_{-1})$

(1)	0.0	0.77
(2)	0.1	0.90
(3)	0.2	0.96
(4)	0.3	1.15
(5)	0.4	1.56
(6)	0.5	2.34
(7)	0.6	4.85

表31 抑制の強さと応答野の $Q$ の関係

(2) Kiang, Watanabe<sup>(3-8)</sup>によって観測されている応答野の例を図311に示す。この図中、特徴周波数が約9 kHzの一つのニューロンの応答野は、低周波側に明確な折点をもっており、また特徴周波数が約2.0 kHzのニューロンの応答野は低周波側の折点がさらに明確で二つの部分に分割されている。

	$d$ (octave)	$Q$
(1)	10/12	1.60
(2)	8/12	1.79
(3)	6/12	2.03
(4)	4/12	2.34
(5)	2/12	2.51

表32  $d$ の値と応答野の $Q$ の関係

これらの応答野は神経結合のパラメータを適切に

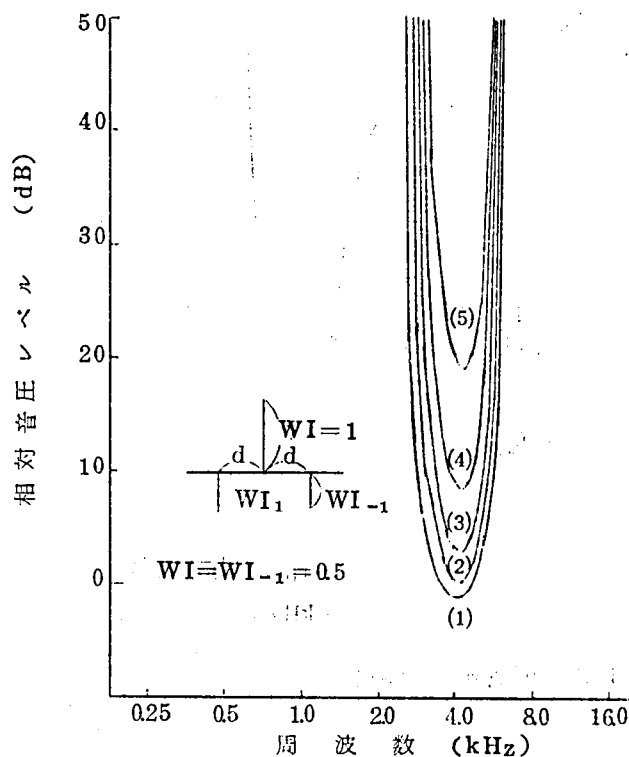


図310  $d$ を変化させて計算した応答野の例

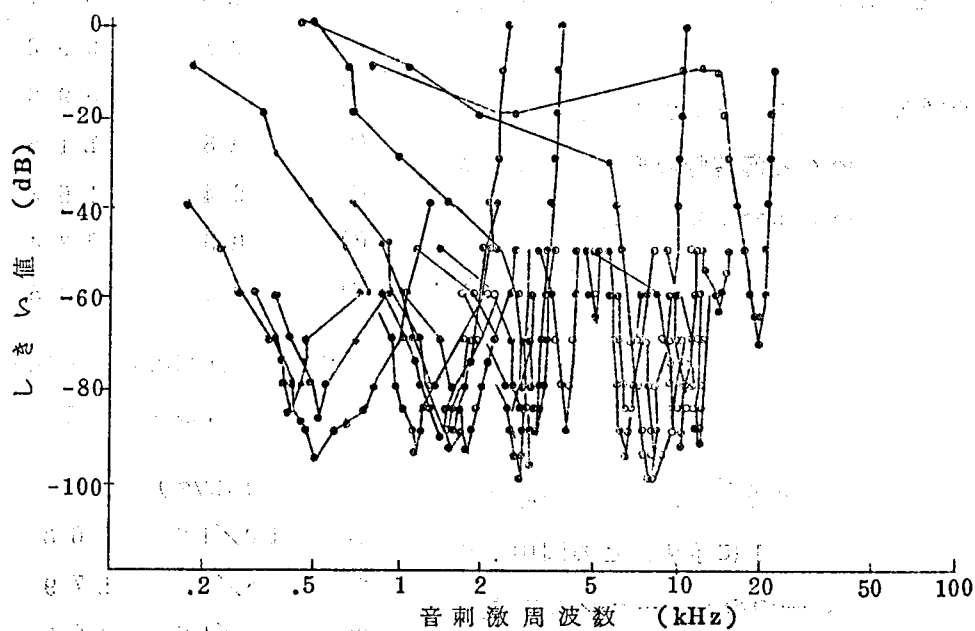


図 3.1.1 一次ニューロンの応答野の例

選ぶことにより実現できる。図 3.1.2 (a), (b) はモデルにより計算された応答野の例であり，定性的には生理実験データとよく合っている。

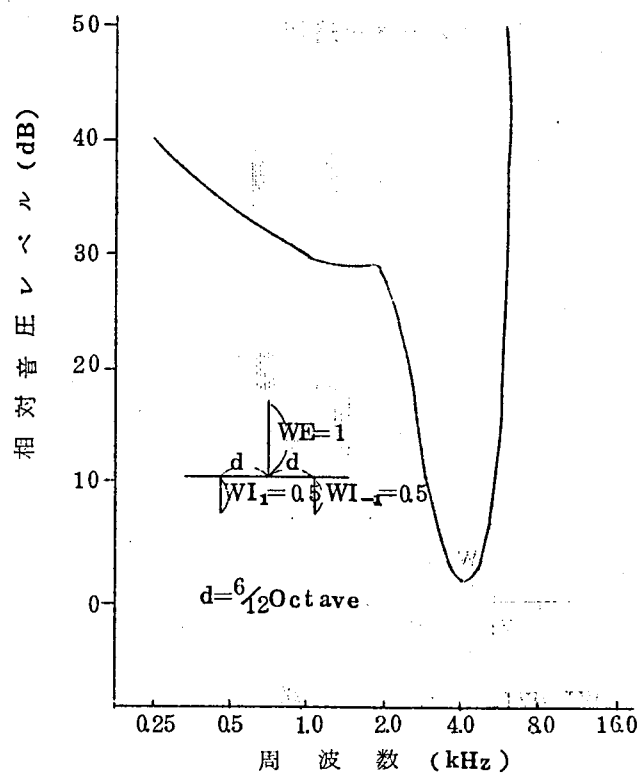


図 3.1.2 (a) 応答野の計算例

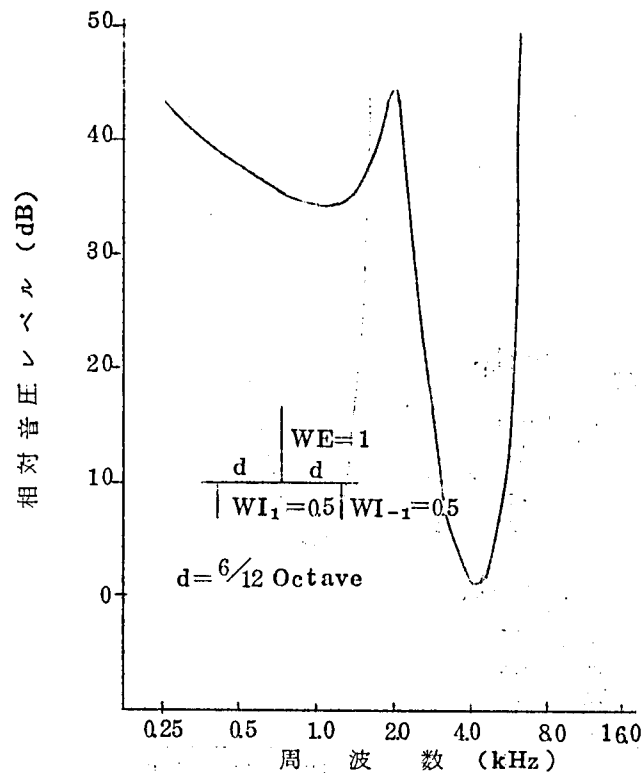


図 3.1.2 (b) 応答野の計算例

(3) Katsuki<sup>(3-9)</sup> は応答野の形を高周波側の勾配に着目して二つの形に分類した。第一の形は急勾配であり、第二の形は比較的ゆるやかである。

この傾向は、図 3.1.1 に示される Kiang, Watanabe らのデータにおいても見られる。

組織学的知見によれば、一次ニューロンの神経線維は有毛細胞と接続する枝の数により、二種に分類することが可能である。すなわち、

(a) radial fiber は一つあるいは二つの有毛細胞に接続している。

(b) spiral fiber は多数の枝分かれをして前庭窓側に走り、多数の有毛細胞と接続している。

そこでこの知見にもとづいて radial fiber をもつニューロンの応答野は第一の形であり、また spiral fiber をもつニューロンの応答野は第二の形である」という仮説をたてる。

この仮説を確認するために、興奮性結合が前庭窓側に広がっている場合の一例について応答野を計算した。

図 3.1.3 はこの場合の応答野の計算例を示す。高周波側の勾配が図 3.6 (d) の場合に比べてゆるやかになっていることがわかる。

この結果は仮説が正しい可能性を示唆していると考えられる。

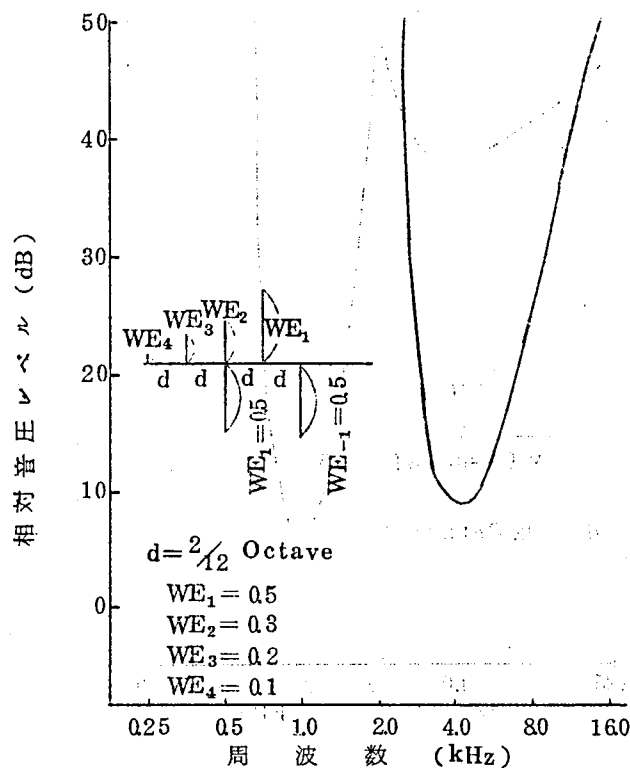


図 3.13 応答野の計算例 — 第二の形

### 3.5.3 一次ニューロンにおけるマスキング

(3-10) Wegel と Lane が知覚心理実験によって観測したように、ある周波数の正弦波音刺激に対する最小可聴値は、別の正弦波音の存在により上昇する。このような効果を聴覚心理の分野ではマスキング効果と呼んでいる。このマスキング効果は側抑制回路があるために存在すると考えられるが、末梢の部分でもすでにマスキング効果の原因は生じているであろう。

そこで心理現象からの類推で一次ニューロンにおけるマスキングを定義する。

まず、ある特徴周波数の一次ニューロンが応答していることとその周波数を知覚することが対応すると考える。

周波数  $\omega_1/2\pi$  の正弦波音刺激に対して、その音刺激に最も感度のよい特徴周波数が  $\omega_1/2\pi$  であるニューロンが応答するためのしきい値（音圧） $I_1$  は、式 (3.6) から、

$$I_1 = 9/n(\omega_1, \omega_1) \quad (3.23)$$

となる。

次に第二音（マスキング音）として、周波数  $\omega_2/2\pi$ 、音圧  $I_2$  の正弦波音刺激が周波数  $\omega_1/2\pi$  の第一音に重ねて加わったとき、上のニューロンの第一音刺激に対する応答のしきい値  $I_{12}$ （音圧）は次の関係から求められる。すなわち、

$$I_{12} \cdot n(\omega_1, \omega_1) + I_2 \cdot n(\omega_2, \omega_1) = \theta \quad (324)$$

この式から  $I_{12}$  は,

$$I_{12} = \frac{\theta - I_2 \cdot n(\omega_2, \omega_1)}{n(\omega_1, \omega_1)} \quad (325)$$

となる。

したがって第二音のために生ずるしきい値の上昇度  $E(\omega_1; \omega_2, I_2)$  は式(323)および式(325)から

$$E(\omega_1; \omega_2, I_2) = 20 \log \frac{I_{12}}{I_1} = 20 \log \frac{\theta - I_2 \cdot n(\omega_2, \omega_1)}{\theta} \text{ (dB)} \quad (326)$$

となる。この  $E(\omega_1; \omega_2, I_2)$  を一次ニューロンの、周波数  $\omega_2/2\pi$ 、音圧  $I_2$  の正弦波音刺激による周波数  $\omega_1/2\pi$  の正弦波音刺激に対するマスキング量と定義する。

また横軸に  $\omega_1$ 、たて軸に  $E$  をとり、式(326)とグラフとしてプロットした曲線をマスキングパターンと呼ぶことにする。

図314はマスキング周波数  $\omega_2/2\pi$  を4kHzとしたときのマスキングパターンを式(326)において、 $\theta = 1$  とし、また  $I_2$  をそれぞれしきい値上20, 40, 60 dBとして計算したものである。図に示されるように、第一音と第二音の周波数がある程度以上接近してくるとマスキング量は減少し、さらに近くなるとマスキング量は負となりこのときは特徴周波数  $\omega_1/2\pi$  のニューロンは周波数  $\omega_2/2\pi$  の音刺激でのみ応答している。

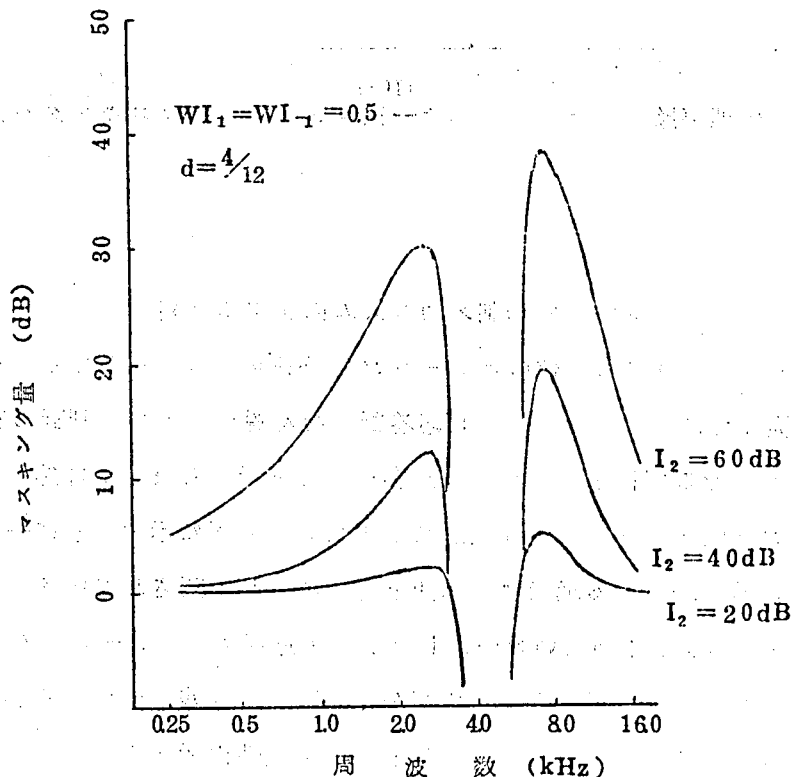


図314 マスキングパターンの計算例

さて、生体においても図3.1.4のような傾向が定性的に認められるかどうかを確認するために、猫の一次ニューロンについて生理実験を行った。

その結果は図3.1.5に示すように、マスキング音の周波数の近くの特徴周波数をもつニューロンはマスキング音の存在により発火のしきい値が変化することを示している。

マスキング音の音圧が低かったため、発火のしきい値の変化は少ない。また特徴周波数がマスキング周波数よりも低いニューロンについては二例しか観測できなかったが、観測された結果はモデルによる計算結果（図3.1.4）と定性的には合っていると考えてよからう。

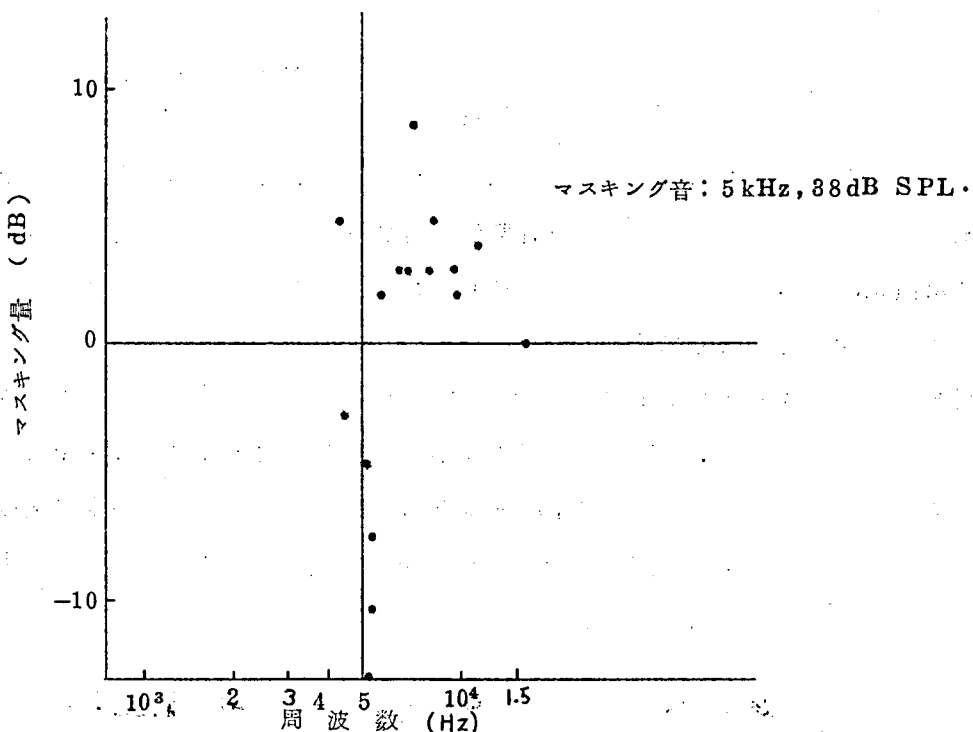


図3.1.5 生理実験によって得られた一次ニューロンのマスキングパターン

### 3.6 有毛細胞と一次ニューロン間の側抑制メカニズムに関する考察

有毛細胞と一次ニューロン間には上位のニューロンに予測されるような抑制性シナプスによる側抑制メカニズムは発見されていない、しかし応答野のせん鋭さおよび抑制野の存在を説明するためには、なんらかの形の側抑制メカニズムが存在すると考えるほうが自然であろう。有毛細胞と一次ニューロンは図3.1.6のように模式的に表現できる。図に示すように一次ニューロンの神経線維はミエリン鞘と呼ばれる絶縁物で周囲と電気的にシャ断されているが、有毛細胞にごく近い部分はミエリン鞘をかぶっていない。したがって近接するニューロンの鞘のない部分（無髄部）相互間になんらかの電気的な干渉の存在する可能性は残されている。この電気的な干渉が興奮および抑制としての機能をもっているという可能性が考えられる。

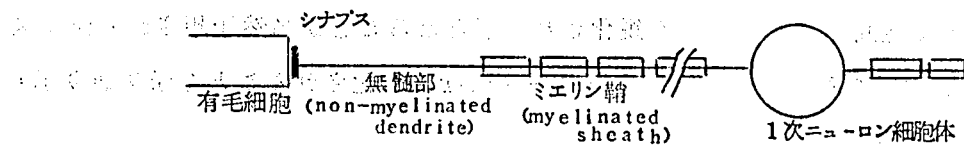


図 3.1.6 有毛細胞と一次ニューロン間の模式図

### 3.7 一次ニューロン層上の応答の空間パターン

前節までは生理実験データと対応づけるために、モデルから単一ニューロンの応答野、抑制野を計算し討論してきた。一方、単一周波数の正弦波入力に対する基底膜の振動の空間パターンは図 2.2 に示したように観測されているが、一次ニューロン層の応答（一次ニューロンの内部電位あるいは出力パルス数）の空間パターンは現在の生理学の実験手法で非常に手数がかかるため報告されていない。

モデルにおいては両者の空間パターンともに計算することができる。

まず基底膜の振動の空間パターンは式 (3.2) において  $\omega$  を固定し、 $\beta$  を変化させて計算を行うことによって得られる。

また一次ニューロン層の応答の空間パターンは式 (3.3) において  $\omega$  を固定し、 $\beta$  を変化させて計算を行うことにより得られる。

図 3.1.7 に  $\omega/2\pi = 2\text{kHz}$  としたときの結果を示す。曲線(1)は基底膜の振動の空間パターン、曲線(2)以下は神経結合の状態を図 3.9 に対応させて変化させた場合の一次ニューロン層の応答の空間パターンである。縦軸は曲線(1)の場合には基底膜の振動振幅、曲線(2)以下の場合には一

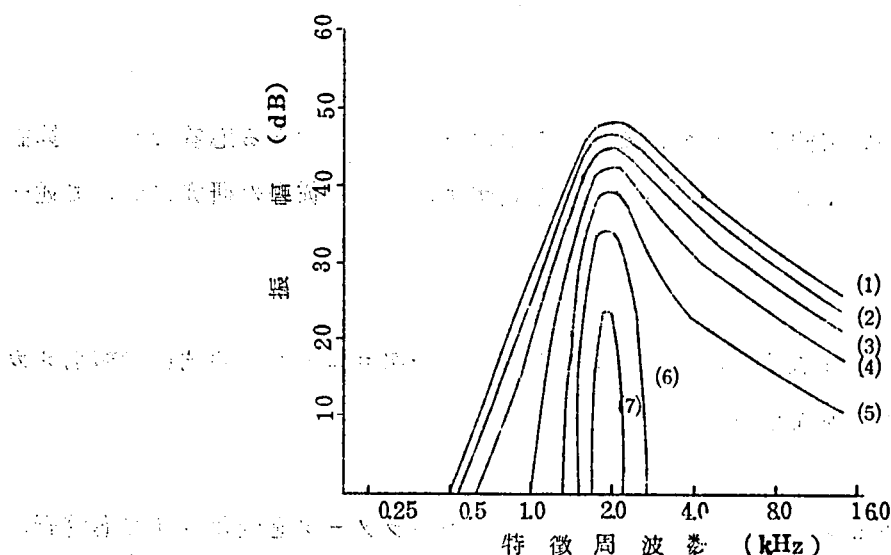


図 3.1.7 基底膜振動および一次ニューロン応答の空間パターン



次ニューロンの内部電位である。

単一ニューロンの応答野が狭くなるにしたがって、単一周波数に対して応答するニューロンは少くなり、したがって空間パターンはせん鋭化された形となることが当然予想されるが、図 3.17 は抑制の強さが大になるにしたがって空間パターンはせん鋭化されることを予想通り示している。

おそらく生体においても、発火のしきい値および応答野の  $Q$  のほぼひとしい一次ニューロン層の応答の空間パターンは図 3.17 のいずれかの形 ( $Q$  により異なる) に類似しているであろう。

### 3.8 Pfeiffer のモデルとの関連性

Pfeiffer<sup>(3-6)</sup> は一次ニューロンまでの段階のモデルを図 3-2 のように構成した。このモデルにより応答野、抑制野を求めると生理実験データと類似のデータを得ることができた。そこで彼は応答野および抑制野を説明するためにはとくに側抑制のメカニズムを考える必要はないと述べている、ところで第1のフィルターは耳から基底膜上の特定の場所までの伝送系の特性を表わしていると考えることができるが、第2のフィルターに対応するものが生体内には見あたらない、そこで第2のフィルターについて若干の考察を加える。まず基底膜において音の周波数は場所に変換される。一方、側抑制回路は空間パターンのコントラストを高めることができることが知られている。したがって、周波数一場所変換器の後に側抑制回路網が存在すれば、この側抑制回路網は周波数選択度をせん鋭化することができる。すなわち第2のフィルターの存在を仮定することは、実は側抑制回路の存在を仮定することと機能的には等価と考えてよからう。

### 3.9 本章のまとめ

(1) 一次ニューロンにおいて観測されている静的な生理実験データである応答野および抑制野についてかんたんに説明し、またこれらのデータを説明するための従来の研究について述べた。

(2) 上述の生理実験データを説明するために、有毛細胞と一次ニューロンの間に側抑制メカニズムの存在を仮定したモデルを構成した。

(3) 計算機シミュレーションにより、側抑制メカニズムのパラメータを変化させて応答野および抑制野を計算した。その結果、単一ニューロンに対して蝸牛頂側と前庭窓側の両側から抑

制性結合の存在が必要であると結論した。

(4) 応答野の形の多様性が側抑制メカニズムのパラメータの変化により説明できることを示した。

(5) 知覚心理現象より一次ニューロンにおけるマスキングを類推し、モデルによりマスキングパターンの計算を行った。さらに生理実験を行い、モデルよりの計算結果が実験結果に定性的にはほぼ合っていることを確認した。

(6) 有毛細胞と一次ニューロン間の側抑制メカニズムの組織学的な可能性として、一次ニューロンの神経線維先端の無髄部間の相互干渉によるものと推定した。

(7) 一次ニューロン層上の応答の空間パターンを計算し、基底膜の振動の空間パターンに比べてせん鋭化されていることを示した。

(8) Pfeifferのモデルにおける第二のフィルターの実体は側抑制メカニズムと考えられることを示した。

！ 結論！

！ 結論！

！ 結論！

！ 結論！

！ 結論！

## 第4章 第二次 residue 効果のニューロン

### 回路網モデル(4-1)

第3章において、一次ニューロンに関する応答野および抑制野などの静的な生理実験データから、有毛細胞と一次ニューロンの間に側抑制メカニズムの存在することを予測した。

この章では、現在までに原因の明らかにされていない動的な知覚心理現象である第二次 residue 効果に着目して、知覚心理現象を生理現象に還元し、前章で予測した側抑制メカニズムにより説明することを試みる。

まず4.1では第二次 residue 効果およびその原因を追求した研究について概説する。

4.2ではニューロン回路網におけるピッチ移動の基本的な考え方を示し、基底膜の振動波形、一次ニューロンのEPSP波形、内部電位波形および residue ピッチの計算方法について述べる。

4.3ではこの章の研究で使用する計算機プログラムについて述べる。

4.4では計算機シミュレーションを行い、4.5で residue ピッチの計算値と心理実験値の比較を行う。

4.6では側抑制メカニズムのパラメータである抑制の強さを第二次 residue 効果および生理実験データからの知見の両面から検討する。

4.7では第二次 residue 効果の起因を基底膜の特性によってのみ説明することを試みた Fischler らの研究について論評する。

#### 4.1 第二次 residue 効果

一つの基本周波数の高調波列からなる複合音を聞くと鋭い一つの音色をもった音として聞こえ、さらに基本周波数に対応する一つのピッチを聞きとることができる。この効果は高域フィルタで基本周波数成分を除去しても残り、residue 効果と呼ばれ、知覚されるピッチを residue ピッチと呼んでいる。長い間、residue ピッチは中耳の非線形性により高調波間に差音が生じ基本波が再生されることにより生じるのであると考えられてきた。しかし種々の実験により、residue ピッチは、差音によるものでないことがわかってきた。(4-2)

Schouten ら<sup>(4-3)</sup>の心理実験結果によれば、振幅変調音(たとえば、キャリア周波数: 2,000 Hz, 変調周波数: 200 Hz)を聞くと、実際にはその音の周波数成分には含まれていない三つあるいは四つのピッチを知覚することができる(この場合、知覚されるピッチは約180, 200, 225 Hz)。これらのピッチの値は一つの変調周波数周期の中で比較的大きなピークとつぎの周期の中での比較的大きなピークとの時間間隔(図4.1の  $T_1, T_2, T_3$  など)の逆数にほぼ等

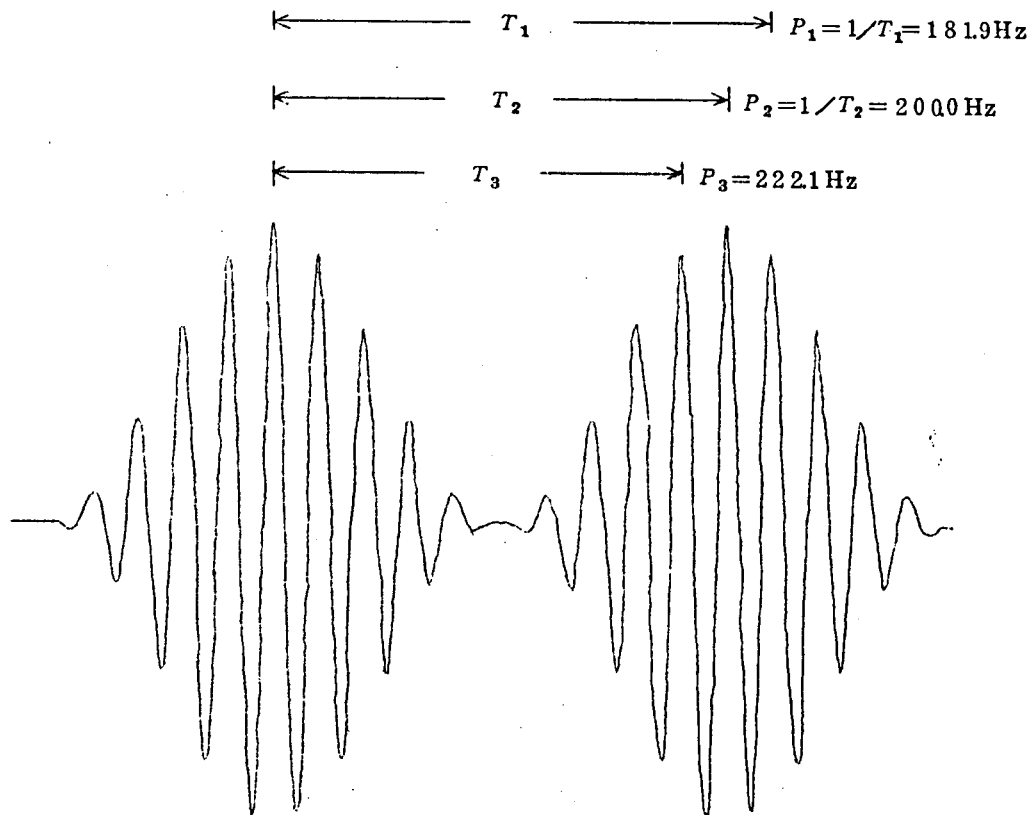


図 4.1 振幅変調音の波形例（キャリア周波数：2000Hz，  
変調周波数：200Hz）

しくなることが知られている。すなわち一つの変調周波数周期内でいずれか一つのピークに対応してニューロンはパルスを発生し、聴覚はニューロンの発生したパルスの時間間隔をなんらかの方法で検出し、その時間間隔の逆数のピッチを感じとるのであると考えられている<sup>(4-2)</sup>。しかし厳密に調べると、図 4.2 のように振幅変調音波形からピーク間隔の逆数として計算した値（図 4.2 の破線）と心理実験データ（図 4.2 の□印で囲まれた範囲、なお○印および●印はモデルよりの計算値、4.3 参照）との間には規則的な偏差のあることが明らかにされている<sup>(4-3)</sup>。すなわちピッチが 200 Hz より高ければ心理実験値は計算値よりもわずかに高いほうに移動し、ピッチが 200 Hz より低ければ心理実験値は計算値よりも低いほうに移動する。

この効果は第二次 residue 効果と呼ばれ、その原因はまだ明らかにされていないが、Schroeder<sup>(4-4)</sup> は基底膜からニューロンへの信号の受渡し部分あるいはニューロン回路網において、振幅変調波形に位相変調成分が混入して入力波形におけるピーク間の相対位置関係が変化し、変化後のピーク間隔から計算された residue ピッチは心理実験値に一致する可能性のあることを示した。しかしかれの考えはマクロ的であり、基底膜およびニューロン回路網の動作を具体的に考えたものではない。

一方、Fischler と Cern<sup>(4-5)</sup> は基底膜ですでに位相変調成分が混入していると考えて、振幅変調音に対する基底膜の振動波形をモデルにより計算し、この波形のピーク間隔を計算して第二次 residue 効果を説明することを試みた。

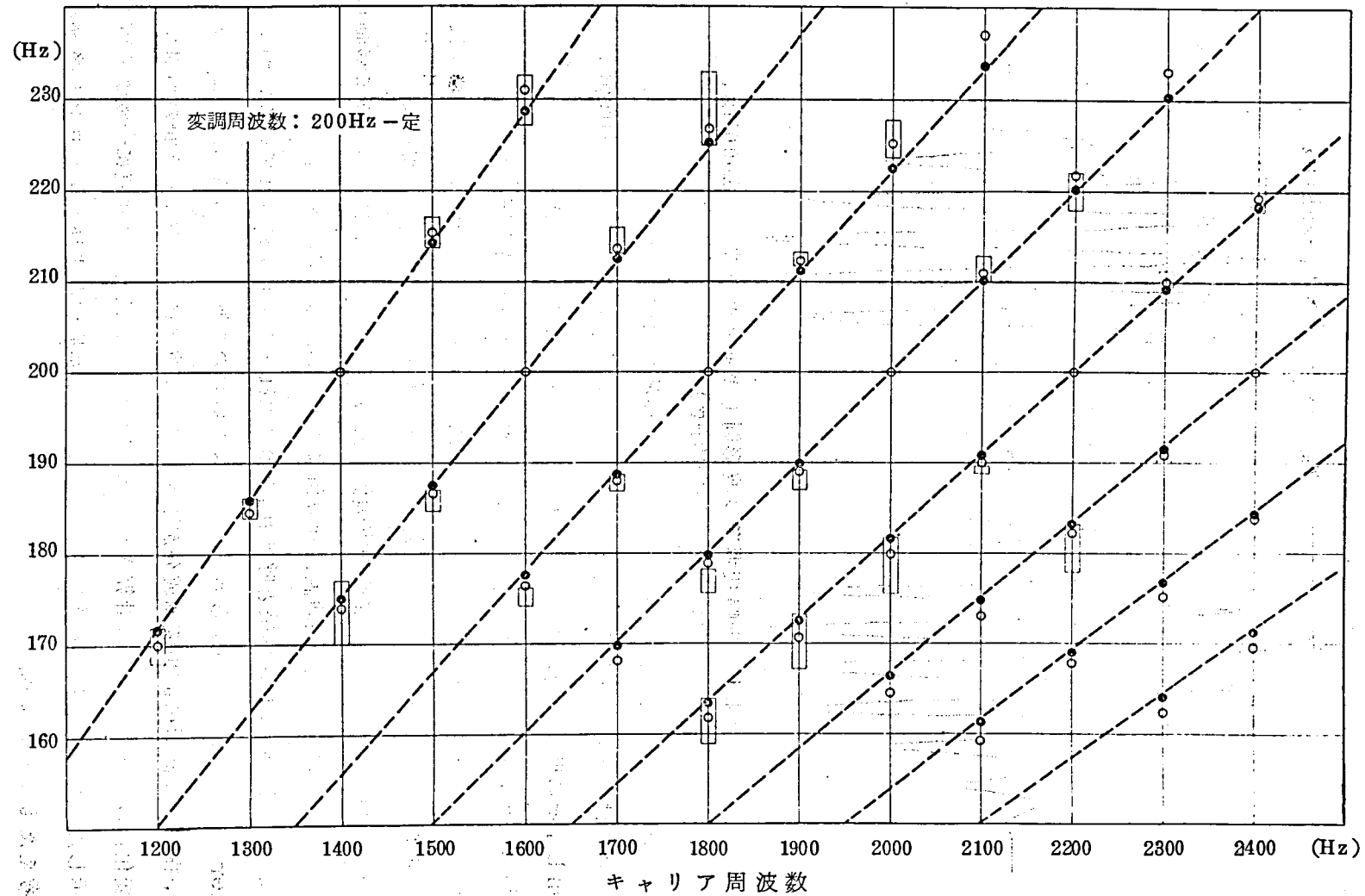


図 4.2 振幅変調音のピッチ心理実験値と計算値

しかし後述(4.7 参照)のように第二次 residue 効果を基底膜の振動波形のみから説明することは無理のようである。

そこでここでは Fischler 等の考えを一步進めて、第3章で構成されたモデルから計算機シミュレーションにより振幅変調音に対する各部波形を計算し、波形のピーク間の相対位置関係の変化はどの部分で生じるのかについて考察し、また有毛細胞と一次ニューロン間の側抑制メカニズムの存在は、上述のピーク間の相対位置関係の変化のために必要であるかどうかについて検討する。

## 4.2 モデルにおける第二次 residue 効果の計算法

### (1) ニューロン回路網におけるピッチ移動の基本的考え方

第二次 residue 効果の原因としてつぎのような可能性が考えられる。図4.3を振幅変調音の半波整流波形の模式図とすると、神経系の中でB, C点は左へ, B', C' 点は右へ移動すれば, B点とつぎの変調周波数周期のA点との時間間隔はさらに大となり, またB'点とつぎの変調周波数周期のA点との時間間隔はさらに小となって, 第二次 residue 効果のピッチ移動が説明できる。

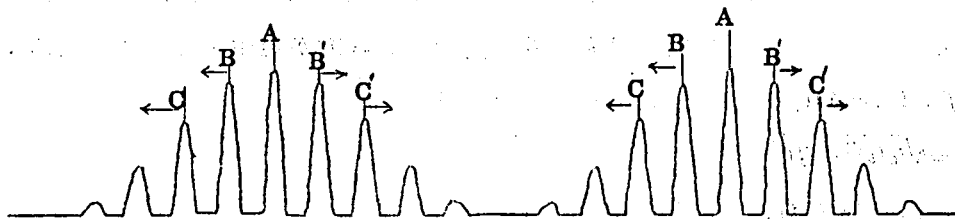


図 4.3 振幅変調音の半波整流波形

そこで末梢系の側抑制メカニズムが図4.3のピークの位置を矢印方向へ移動させるような性質をもつかどうか問題となる。この性質を調べるために図4.3の構成のモデルにより検討する。

### (2) 基底膜振動波形の計算

振幅変調音に対する基底膜振動波形の計算はつぎのようにして行なう。まず変調度  $m$  の振幅変調音波形はつぎのように表わすことができる。

$$u(t) = \{ 1 + m \cdot \cos(\omega_a t + \varphi) \} \cdot \cos(\omega_c t + \theta) \quad (4.1)$$

ここで,  $\omega_a$  および  $\omega_c$  はそれぞれ変調およびキャリア角周波数を表わす。中耳を含めた基底膜の伝達関数は式(2.1), (2.2)から,

$$Q(s, \beta) = G(s) \cdot F(s, \beta) \quad (4.2)$$

となるが、 $Q(\omega, \beta)$ を振幅特性と位相特性に分けて表わすと、

$$Q(j\omega, \beta) = A(\omega, \beta) \cdot \exp\{-j\theta(\omega, \beta)\} \quad (4.3)$$

ここで、

$$\begin{aligned} A(\omega_c, \beta) &= A_c, \quad A(\omega_c + \omega_a, \beta) = A_u \\ A(\omega_c - \omega_a, \beta) &= A_l \\ \theta(\omega_c, \beta) &= \theta_c, \quad \theta(\omega_c + \omega_a, \beta) = \theta_u \\ \theta(\omega_c - \omega_a, \beta) &= \theta_l, \quad \theta_u - \theta_c = \Delta\theta_u \\ \theta_c - \theta_l &= \Delta\theta_l \end{aligned} \quad (4.4)$$

とおけば、基底膜の特徴周波数が $f$ （以下 $CF=f$ という表現をとることがある）である場所の振動波形は、

$$\begin{aligned} d(f, t) &= R(t) \cdot \cos(\omega_c t + \theta - \theta_c) - S(t) \\ &\quad \cdot \sin(\omega_c t + \theta - \theta_c) \end{aligned} \quad (4.5)$$

として計算することができる。ただし、

$$\begin{aligned} R(t) &= A_c + (mA_u/2) \cdot \cos(\omega_a t + \varphi - \Delta\theta_u) \\ &\quad + (mA_l/2) \cdot \cos(\omega_a t + \varphi - \Delta\theta_l) \\ S(t) &= (mA_u/2) \cdot \sin(\omega_a t + \varphi - \Delta\theta_l) \\ &\quad - (mA_l/2) \cdot \sin(\omega_a t + \varphi - \Delta\theta_l) \end{aligned} \quad (4.6)$$

式(4.5)および式(4.6)から明らかなように、一般に振幅変調波形が線形回路を通過すると、キャリアに対する同相成分 $R(t)$ 以外に直交成分 $S(t)$ が発生する。このため、

$$\begin{aligned} d(f, t) &= A(t) \cdot \cos\{\omega_c t + \theta - \theta_c + \varphi(t)\} \\ A(t) &= \sqrt{R(t)^2 + S(t)^2} \\ \varphi(t) &= \tan^{-1}(S(t)/R(t)) \end{aligned} \quad (4.7)$$

となり、一般に出力波形には位相変調が混在する。

### (3) 有毛細胞

有毛細胞は前述のように半波整流特性をもっと考えられるから、 $CF=f$ の有毛細胞の出力波形を

$$\begin{aligned} d'(f, t) &= d(f, t) \quad d(f, t) \geq 0 \text{ のとき} \\ &= 0 \quad d(f, t) < 0 \text{ のとき} \end{aligned} \quad (4.8)$$

(4) 一次ニューロンのEPSP波形の計算

有毛細胞と一次ニューロンの先端のシナプス部は，ほぼ一次遅れ特性で近似できる。したがって  $CF=f$  の有毛細胞に接続している一次ニューロンのEPSPは，

$$p(f, t) = \int_0^t h(\tau) \cdot d'(f, t - \tau) d\tau \quad (4.9)$$

のように近似できる。ここで  $h(\tau)$  は一次遅れ要素のインパルス応答であって，

$$h(\tau) = \frac{1}{T} \exp(-\tau/T) \quad (4.10)$$

である。ここで  $T$  は一次遅れ要素の時定数である。

$T$  の値は音刺激波形と一次ニューロンのパルスの同期性から数 msec のオーダーであると考えられるが，ここでは 2 msec としている。

(5) 一次ニューロンの内部電位の計算

図 3.3 に示されるように一次ニューロンのEPSPは側抑制回路網の中で空間的に加算されると考える。この加算値を一次ニューロンの内部電位と呼ぶことにする。

$CF=f$  である一次ニューロンの，時刻  $t$  における内部電位  $n(f, t)$  は，有毛細胞が  $1/L$  オクターブの特徴周波数間隔で並んでいるとすると，

$$n(f, t) = \sum_{J=-M}^M \{ We(J) - K \cdot Wi(J) \} \cdot p(f \cdot 2^{J/L}, t) \quad (4.11)$$

となる。ここで  $We, Wi$  はそれぞれ興奮および抑制性の，入力信号に対する重みを表わす関数で，2.5 で述べたように神経結合関数と呼ぶことにする。この関数の形は図 4.4 に示すように興奮性，抑制性ともに正規分布曲線と仮定し，その標準偏差を

それぞれ  $\sigma_e, \sigma_i$  とする。また  $K$  は抑制の強さ，すなわち

$$K = \frac{\sum_{J=-M}^M Wi(J)}{\sum_{J=-M}^M We(J)} \quad (4.12)$$

を表わす。また一つの一次ニューロンが影響を受ける有毛細胞の数を  $2M+1$  個とし，ここでは  $L=12$ ， $M=36$  として計算を行なう。

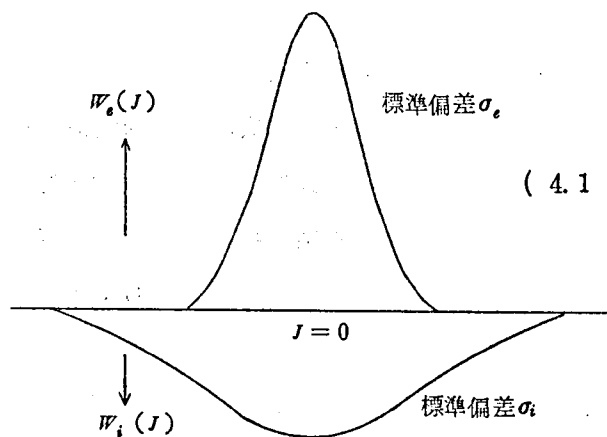


図 4.4 神経結合関数

(6) residue ピッチの計算

入力振幅変調波形および各部応答波形から residue ピッチを計算（予測）するためには，振幅変調波形および特徴周波数がキャリア周波数に等しい場所の応答波形の各変調周波数周



期から大きい順に二つあるいは三つのピークを取り出し、隣接する変調周波数周期ととの間のピークとの時間間隔を計算し、その逆数として計算する。

### 4.3 計算機プログラム

前節で述べた計算を、具体的には図 4.5 に示すような系統図にしたがってプログラムを作成して行い。以下プログラムの系統図についてかんたんに説明する（番号はプログラム系統図各欄の左上に付した番号に対応する）。

- ① 式 (4.1) により振幅変調波形を計算する。
- ② 式 (4.4) の  $\theta_c, \theta_u$  および  $\theta_f$  を求めるために、中耳基底膜伝送系の位相特性を計算する。
- ③③' 式 (4.5) で表わされる基底膜の振動波形を計算し、磁気テープに書き込む。
- ④④' 後の計算の便宜上、③' の磁気テープに書き込まれた配列とは異った配列で別の磁気テープに書き込む。
- ⑤ 式 (4.9) により EPSP 波形を計算する。
- ⑥ 式 (4.11) により内部電位波形を計算する。
- ⑦ 基底膜の振動波形を基底膜上のいくつかの場所について XYプロッターで図示する。
- ⑧ 振幅変調波形および特徴周波数がキャリア周波数に等しい場所の基底膜の振動波形、EPSP 波形、内部電位波形を XYプロッターで図示する。
- ⑨ ⑧に述べた波形についてピーク値（極大値）をとる時刻を計算する。
- ⑩ ⑨の結果から residue ピッチを計算する。

以下図 4.5 の各部について説明する。

#### (1) 中耳・基底膜伝送系の位相特性

特徴周波数が  $f$  である場所の基底膜の振動波形  $d(f, t)$  を計算するためには、式 (4.4)、式 (4.5) および式 (4.6) に示されるように振幅変調信号のキャリア周波数、上側帯波周波数および下側帯波周波数に対する振幅特性および位相特性を求める必要がある。

振幅特性は式 (4.3) の  $A(\omega, \beta)$  すなわち、 $Q(j\omega, \beta)$  の絶対値を計算することによって得られる。

また位相特性は  $Q(j\omega, \beta)$  の虚数部と実数部を求め、虚数部を実数部で割った商の逆正接値を計算することによって得られるが、一般に逆正接値として主値  $\pm 2N\pi$  ( $N$ : 整数) の無限に多くの値が存在する。したがって  $N$  の値を与えなければ位相特性は得られない。

FORTTRAN では虚数部と実数部を与えると、

$$\text{逆正接値} = \text{ATAN2}(\text{虚数部} / \text{実数部}) \quad (4.13)$$

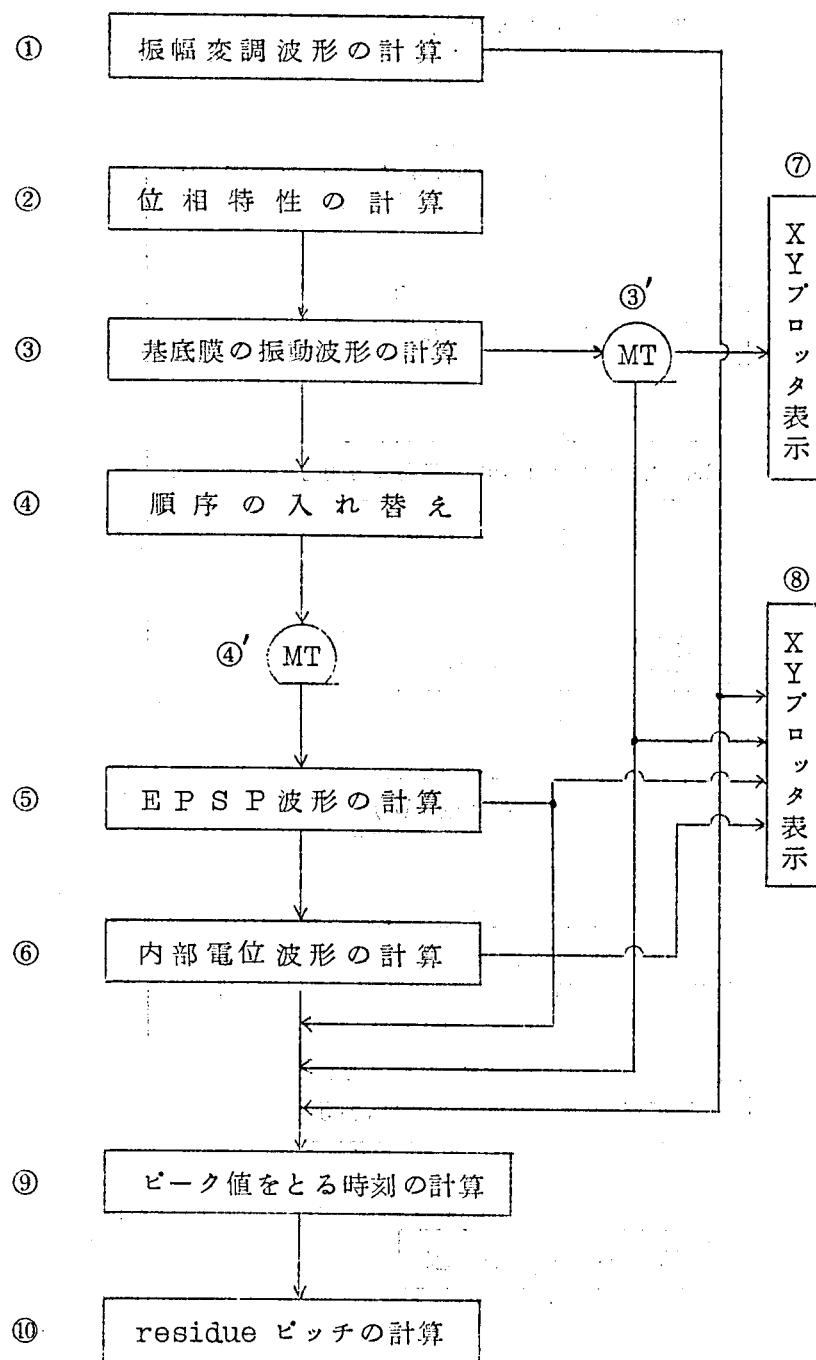


図 4.5 計算プログラムの系統図

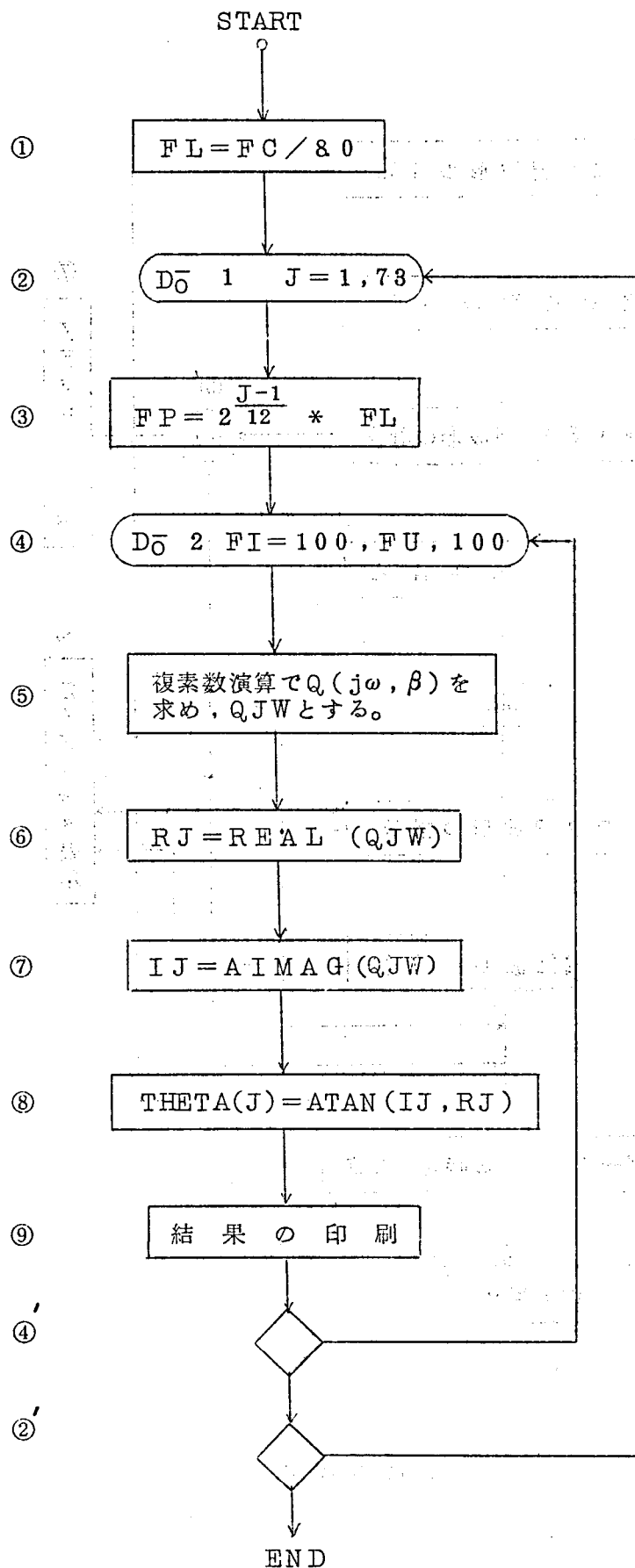


図 4.6 中耳・基底膜伝送系の位相特性計算のためのフローチャート

という表現により逆正接値が $+\pi$ から $-\pi$ の間の値として求められる。そこで $N$ の値を知るために、位相遅れの少ない低い周波数から適当な周波数間隔で上側帯波周波数までのいくつかの周波数について逆正接値を計算する。

この逆正接値が負から正に変わる回数 $N$ を知れば、位相特性は式(4.13)によって計算された逆正接値から $2N\pi$ を減ずることにより得られる。

次に計算内容の概要を図4.6のフローチャートに示す。

以下このフローチャートについて説明する。

- ① 4.2の(6)で述べたように一つの一次ニューロンが影響を受ける有毛細胞の数は73個としているので、基底膜の振動波形も73の場所について計算する必要がある。

計算すべき基底膜上の場所を特徴周波数の低い順に並べ、特徴周波数の最も低い値

( $FL$ )をキャリア周波数( $FC$ )より3オクターブ低い(つまり $\frac{1}{8}$ )の値に設定する。

- ② ②'までの演算を $J$ の値1回につき1づつ増してゆき73回くり返すことを指定する。
- ③ 中耳から基底膜上の特定の場所までの位相特性を求めることが目的であるが、その場所の特徴周波数を $FL$ から $\frac{1}{12}$ オクターブきざみで設定する。
- ④ ④'までの演算を、耳に印加される入力周波数( $FI$ )を100 Hz きざみで上側帯波周波数( $FU$ )まで変化させてくり返すことを指定する。
- ⑤ 式(4.2)の $s$ を $j\omega$ と置き換え、 $Q(j\omega, \beta)$ を複素数演算で( $QJW$ )求める。
- ⑥  $Q(j\omega, \beta)$ の実数部( $RJ$ )をとり出す。
- ⑦  $Q(j\omega, \beta)$ の虚数部( $IJ$ )をとり出す。
- ⑧  $Q(j\omega, \beta)$ の虚数部と実数部より逆正接値( $THETA$ )を計算する。
- ⑨ 計算結果を印刷する。

一例として図4.7に特徴周波数が300 Hz である場所までの位相特性の計算結果を示す。

FP=300.0 Hz

FI=	RJ=	IJ=	THETA=	TH=	N=
100.0	0.11897E-09	-0.92010E-11	-0.77186E-01	- 4.4	0
200.0	-0.14140E-09	-0.29862E-09	-0.20130E 01	-115.3	
300.0	-0.11445E-09	-0.49630E-09	0.17974E 01	103.0	
400.0	0.25265E-09	-0.20179E-09	-0.67394E 00	- 38.6	1
500.0	-0.11470E-09	-0.69585E-10	-0.25963E 01	-148.8	
600.0	-0.32592E-10	0.45995E-10	0.21873E 01	125.3	
700.0	0.16172E-10	0.20908E-10	0.91242E 00	52.3	2
800.0	0.13343E-10	-0.33127E-11	-0.24336E 00	- 13.9	
900.0	0.18328E-11	-0.75500E-11	-0.13326E 01	- 76.4	
1000.0	-0.33998E-11	-0.32193E-11	-0.23835E 01	-136.6	3
1100.0	-0.28560E-11	0.79114E-12	0.28714E 01	164.5	
1200.0	-0.54725E-12	0.18667E-11	0.18560E 01	106.3	
1300.0	0.86624E-12	0.98306E-12	0.84848E 00	48.6	
1400.0	0.88717E-12	-0.13675E-12	-0.15294E 00	- 8.8	

図4.7 中耳・基底膜伝送特性の計算例

第一列は入力周波数，第二列は $Q(j\omega, \beta)$ の実数部，第三列は同じく虚数部，第四列は逆正接値（radian単位），第五列は同じく逆正接値（度単位）を示し，第六列の数字は $N$ の値で，位相遅れは，逆正接値から $2N\pi$ を減じることにより求めることができる。

## (2) 基底膜の振動波形

式(4.5)で表わされる基底膜の振動波形を，変調周波数 $\omega_a/2\pi=200\text{Hz}$ ，変調度 $m=1$ ，位相角 $\theta=\varphi=0$ として，一つの振幅変調信号に対して基底膜上の73の場所について計算する。

以下計算内容の概要を図4.8のフローチャートに示し説明する。

- ① 4.3.1で計算した，振幅変調信号のキャリア周波数，上側帯波周波数，下側帯波周波数の三周波数に対する基底膜上73の場所までについての $N$ の値をデータカードから読みこむ。
- ② ②'までの演算を $J$ の値を1きざみで増して73回くり返すことを指定する。
- ③ 基底膜上の特徴周波数を指定する。
- ④ このサブルーチンTRANSは，キャリア周波数（FC），変調周波数（FM），基底膜上の特徴周波数（FP）， $J$ ， $N$ の各値を与え，基底膜上の特徴周波数がFPである場所の振幅変調信号の三周波数成分に対する振動振幅 $A_l, A_c, A_u$ （AMP(1), AMP(2), AMP(3)），位相角 $\theta_l, \theta_c, \theta_u$ （TH(1), TH(2), TH(3)），位相差 $\Delta\theta_u$ （DTU）， $\Delta\theta_l$ （DTL）をそれぞれ計算する。
- ⑤ ⑤'までの演算を1,500回くり返すことを指定する。
- ⑥  $I$ に $10^{-5}$ をかける。すなわち基底膜の波形計算のサンプリング間隔（ST）を10  $\mu\text{sec}$ とする。
- ⑦ ④で得られた値を用いて式(4.6)の $R(t)$ および $S(t)$ を計算する。
- ⑧ 基底膜の振動波形すなわち式(4.5)の $d(f, t)$ を計算する。
- ⑨ 磁気テープに $d(f, t)$ を書きこむ。ただしこの磁気テープは図4.12および図4.13に示す図を図示するためのものである。したがってキャリア周波数が2,000 Hzの場合のみ磁気テープに書きこむ。
- ⑩ 式(4.8)にしたがって $d(f, t)$ の負の部分を0とする。
- ⑪ このサブルーチンHAIRは，一次ニューロン神経線維のEPSPを求めるためのものであり，次の項で述べる。
- ⑫ 磁気ディスクにEPSP波形を書き込む。

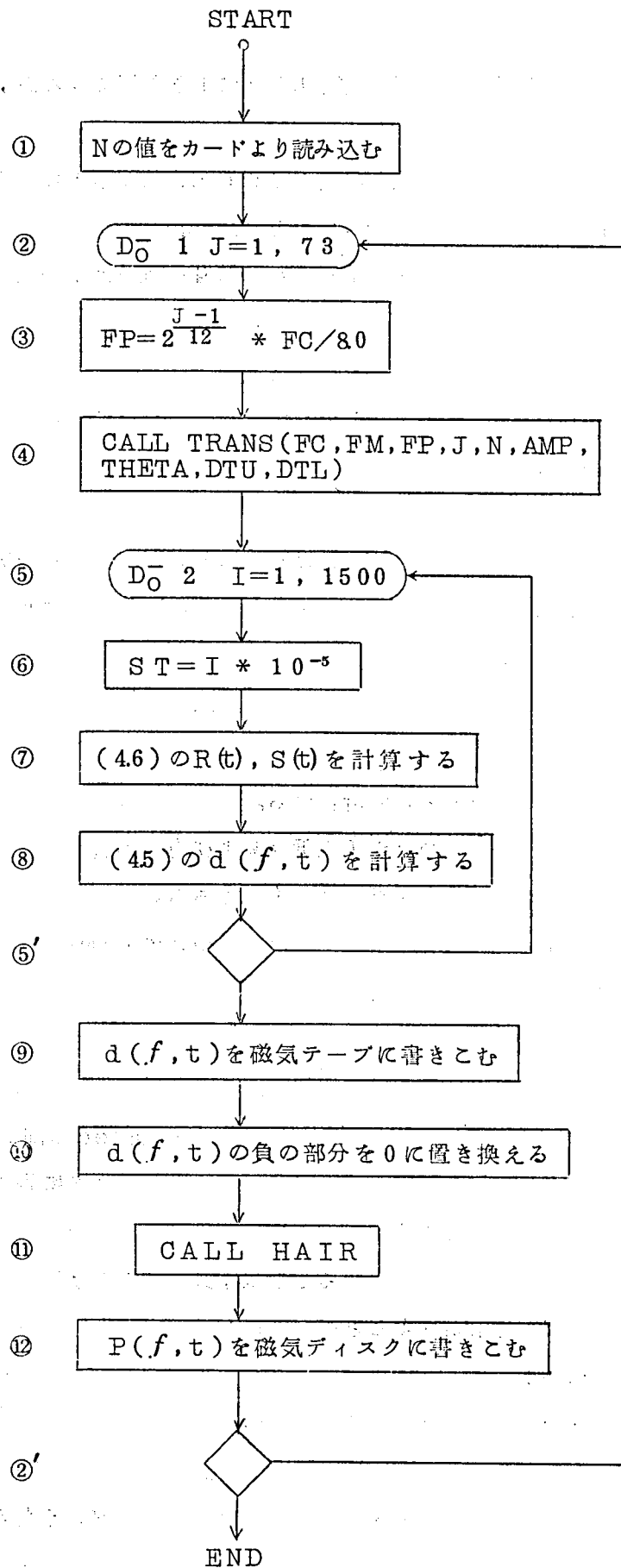


図 4.8 基底膜の振動波形およびEPSP波形を求めるためのフローチャート

### (3) EPSP 波形

一次ニューロン先端部の EPSP 波形は式 (4.9) により計算できるが、計算機では次のような方法で計算する。

すなわち一つの有毛細胞の出力  $d'(f, t)$  は  $10 \mu\text{sec}$  毎に与えられるのであるから、この系列を継続時間  $10 \mu\text{sec}$  の矩形信号の系列と考える。

一次遅れ要素の入力印加後  $\Delta t$  のインディシアル応答  $q(\Delta t)$  は、一次遅れ要素の時定数を  $T$  とすると、

$$q(\Delta t) = 1 - \exp(-\Delta t/T) \quad (4.14)$$

で表わされる。また入力が単位大きさから  $t=0$  で突然 0 になってから  $\Delta t$  時間後における応答の大きさ  $q'(\Delta t)$  は、

$$q'(\Delta t) = \exp(-\Delta t/T) \quad (4.15)$$

したがって時刻  $t$  における、継続時間  $\Delta t$  秒の矩形信号系列に対する一次遅れ要素の応答  $z(t)$  は、時刻  $t - \Delta t$  における矩形信号の振幅を  $x(t - \Delta t)$ 、時刻  $t - \Delta t$  における応答を  $z(t - \Delta t)$  とすれば、

$$z(t) = x(t - \Delta t) \cdot q(\Delta t) + z(t - \Delta t) \cdot q'(\Delta t) \quad (4.16)$$

として計算できる。

プログラムでは  $\Delta t$  を  $10 \mu\text{sec}$  として計算する。

サブルーチン HAIR は、データの長さ ( $LF$ ) および有毛細胞の出力信号系列 ( $F2$ ) を与え、EPSP 波形の系列 ( $F3$ ) を計算するものである。

この EPSP 波形は 73 の一次ニューロンそれぞれについて  $15 \text{msec}$  (データ長 1500) の間、磁気ディスクに記録される。

### (4) データの書きこみ順序の変更

EPSP 波形は、神経線維の特徴周波数をまず固定し、 $15 \text{msec}$  の間を  $10 \mu\text{sec}$  毎にサンプリングした 1500 のデータとして時間の順序に磁気ディスクに書きこまれている。すなわち図 4.9 に示すような順序である。

ところが一次ニューロンの内部電位を求めることは、式 (4.11) に示されるように同時刻の EPSP の空間的加重和を計算することのくり返しである。したがって図 4.10 のような順序で磁気ディスクに書かれていたのでは、一時刻の EPSP のデータを読みとるためにほとんどすべてのデータを読みとらなくてはならない。そこでこの磁気ディスクの内容を図 4.10 のように順序を変更して磁気テープに移し変える。このような順序で書きこまれているれば一時刻の内部電位を計算する際に 73 のデータだけ読みとればよく効率がよい。

また磁気テープに書きこんでおくと、ニューロン回路網のパラメータを変化させて何度で

も容易に内部電位を計算することができる。

(5) 内部電位波形およびresidueピッチの計算

一次ニューロンの内部電位波形を図4.11に示すフローチャートにしたがって計算し、さらにピークの時刻を計算し、residueピッチを求める。以下、フローチャートについてかんたんに説明する。

① 興奮性および抑制性の神経結合関数の標準偏差 $\sigma_e$ (SE)および $\sigma_i$ (SI), 抑制の強さKの値をカードより読みこんで設定する。

② Jを1から73まで1きざみで変化させて、②'までの演算をくり返すことを指定する。

③  $\sigma_e$ の値にもとづいて、興奮性の神経結合関数 $W E(J)$ を計算する。

④  $\sigma_i$ の値にもとづいて、抑制性の神経結合関数 $W I(J)$ を計算する。

⑤ 神経結合関数 $W(J)$ を計算する。

⑥ ⑥'までの演算を、Iが1から1500まで1きざみで変化させてくり返すことを指定する。

⑦ 計算のはじめに内部電位 $F 2(I)$ の値を0にリセットする。

⑧ Jを1から73まで1きざみで変化させて、⑧'までの演算をくり返すことに指定する。

⑨ ニューロンのEPSP( $F 1(J)$ )を磁気テープより読みこむ。

⑩ Jを1から73まで1きざみで変化させて、⑩'までの演算をくり返すことを指定する。

⑪ 式'(4.11)の計算を行い、一次ニューロンの内部電位を求める。

⑫ 内部電位波形のピーク値およびピーク値をとる時刻を求める。この計算は⑪で求めた内

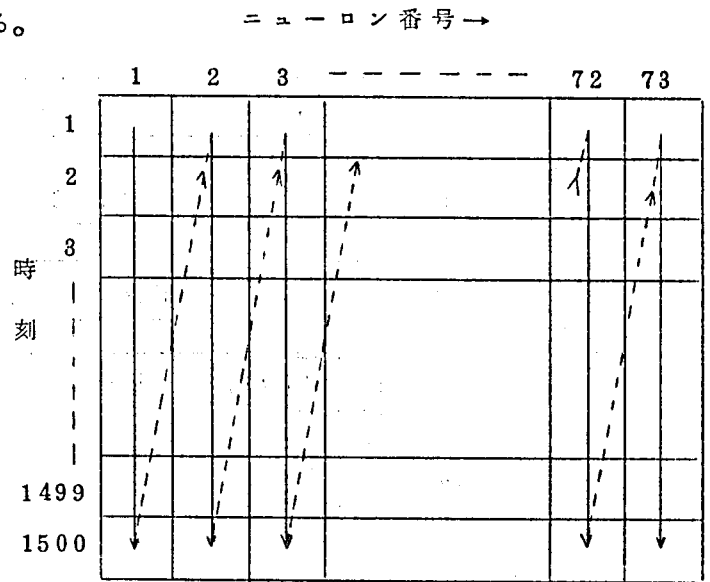


図4.9 EPSP波形の磁気ディスクに書きこまれる順序

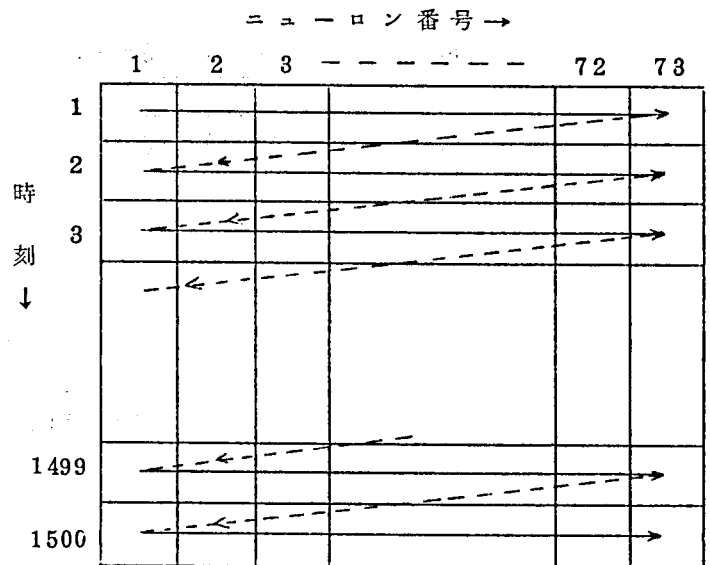


図4.10 EPSP波形の磁気テープに書きこまれる順序



STRAT

① SE, SI, Kの値をカードより読み込む

②  $D_0^- 1 \quad J=1, 73$

③ WE(J)を計算する

④ WI(J)を計算する

⑤  $W(J) = WE(J) - K * WI(J)$

②'

⑥  $D_0^- 2 \quad I=1, 1500$

⑦  $F2(I) = 0.0$

⑧  $D_0^- 3 \quad J=1, 73$

⑨ F1(J)の値を磁気テープより読み込む

⑧'

⑩  $D_0^- 4 \quad J=1, 73$

⑪  $F2(I) = F2(I) + F1(J) * W(J)$

⑩'

⑥'

⑫ F2(I)のピーク値をとる時刻の計算

⑬ residue ピッチの計算

END

図 4.1.1 内部電位波形および residue ピッチの計算のフローチャート

部電位波形の連続する三つのデータを比較し、中央のデータが前後両方のデータより大きな値であれば、その値および時刻を印刷する。

⑬ ⑭の結果から4.2の(6)で述べた方法によりresidueピッチを計算する。

#### 4.4 計算機シミュレーション

##### (1) 基底膜の振動波形

はじめに式(4.1)で表わされる基底膜の振動波形を、キャリア周波数=2,000 Hz, 変調周波数=200 Hz,  $m=1$ ,  $\theta=\varphi=0$ として、CF=500 Hzから9,514 Hzまでの場所について1/4オクターブごとに求め、XYプロッタで表示し、その結果を図4.12に示す。図によれば、基底膜の包絡線および入力振幅変調音の周波数スペクトルから予想されるように、特徴周波数の高い場所から低い場所に移るにしたがって、基底膜の振動振幅はしだいに大きくなっていき、特徴周波数がキャリア周波数に一致する場所で振幅は最大となっている。さらに特徴周波数の低い場所に移ると、振幅は急激に小さくなっていくことが見られる。

基底膜は図に示すようになりに広い範囲にわたって振動しているが、図3.17から予測されるように、一次ニューロンの中では特徴周波数がキャリア周波数に近い限られた範囲のニューロンが応答することになる。

したがってresidueピッチを決定する情報はCF=2,000 Hz付近の場所から取り出されていると考えられる。

##### (2) 各部応答波形

図4.13は入力振幅変調音波形(正の部分のみ)、CF=2,000 Hzの有毛細胞の出力波形、同じくCF=2,000 Hzの一次ニューロンのPSPおよび内部電位(正の部分のみ)の波形を計算し、XYプロッタで表示したものである。同図において有毛細胞の出力波形(b)は振幅変調音波形(a)に比べて変形し、また位相も約1周期遅れている。また計算によれば図4.13においてP, Q, R, S, Tのピーク間隔はそれぞれ497, 497, 495, 488  $\mu\text{sec}$ であるのに対し、P', Q', R', S', T'のピーク間隔はそれぞれ503, 505, 505, 507, 514  $\mu\text{sec}$ となっており、このことは図4.3の矢印に示すようにピークの位置が左右に移動し、各ピーク間の時間間隔が広がったことを示している。

基底膜の入力端から、CF=2,000 Hzの場所までの振幅変調音の各周波数成分に対する振幅および位相特性を計算すると、

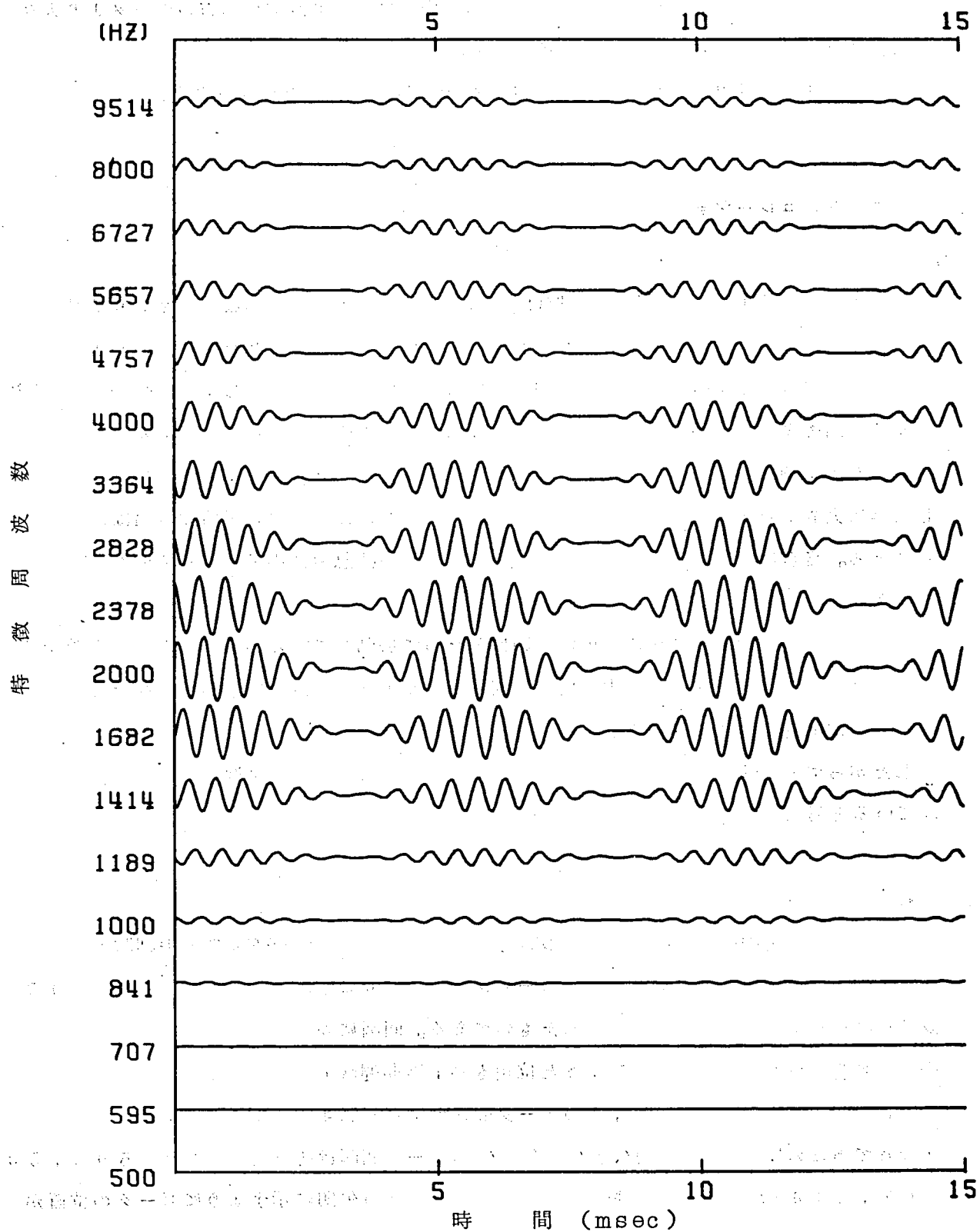


図 4.12 振幅変調音 (キャリア周波数: 2000 Hz, 変調周波数: 200 Hz)  
に対する基底膜各場所の振動波形

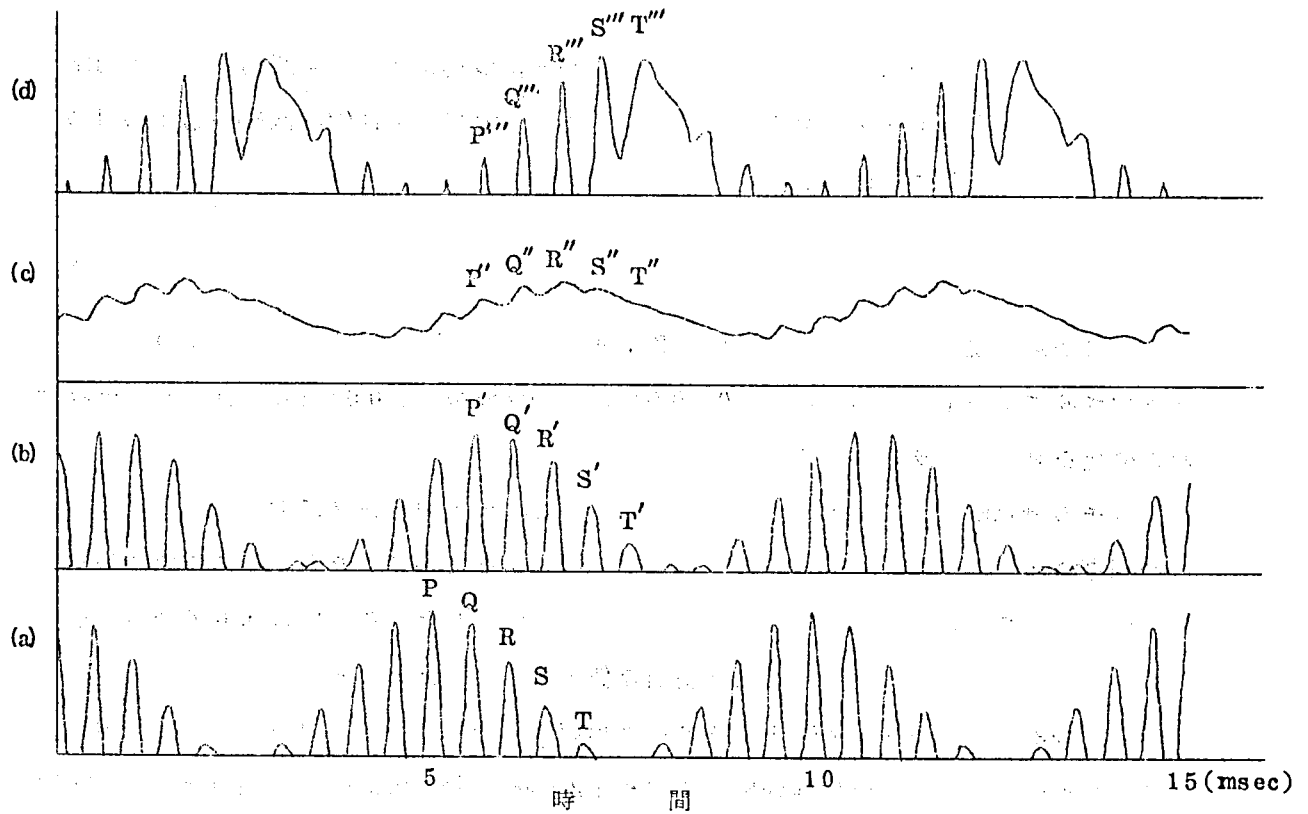


図 4.1.3 振幅変調音に対する各部応答波形

$$A_l = 12.30, \quad A_c = 10.00, \quad A_u = 7.36 \text{ (相対値)}$$

$$\theta_l = -6.115, \quad \theta_c = -7.101, \quad \theta_u = -8.037 \text{ (radian)}$$

したがって,

$$\Delta\theta_l = 0.986, \quad \Delta\theta_u = 0.935 \text{ (radian)}$$

となり、両側帯波に対する伝送特性は非対称になっている。振幅変調音波形の無ひずみ伝送条件は、式(4.5)から、

$$S(t) = 0 \quad (4.17)$$

となることであるから、式(4.6)より

$$A_u = A_l \text{ かつ } \Delta\theta_l = \Delta\theta_u \quad (4.18)$$

である。しかし基底膜の伝達特性は式(4.18)の条件を満たしていないから、波形は直線ひずみを受け変形するのであろう。

つぎに式(4.9)により計算された一次ニューロンのPSP波形(c)は、シナプスに対応する一次遅れ要素のために最大ピークがさらに右方に移動し、波形のうちの最大ピークR''は図(a)の第3番目の高さのピークRに対応していることがわかる。

また式(4.1.1)において側抑制回路のパラメータを、 $\sigma_e = 1/3$ オクターブ、 $\sigma_i = 1$ オクターブ、 $K = 1.64$ として計算した一次ニューロンの内部電位波形を図(d)に示す。

なお  $\sigma_e, \sigma_i$  は特徴周波数間隔で表示している。基底膜の遅延時間と空間的な側抑制回路に  
り波形は時間的にもシャープニングされている。また最大ピーク  $S'''$  は図(a)の第4番目のピー  
ク  $S$  に対応していることがわかる。

### (3) パラメータの決定

神経結合関数を規定するパラメータは、 $K, \sigma_e$  および  $\sigma_i$  である。この三つのパラメー  
タを変化させて、キャリア周波数が  $2000\text{Hz}$ 、変調周波数が  $200\text{Hz}$  の場合のピッチの計  
算値の変化を調べ、パラメータを決定する。

- 1) ピッチの計算値は、 $K$  を大きくするにしたがって心理実験データに近づく。キャリア周  
波数周期の各ピーク値は  $K$  の値を大きくするにしたがって小さくなるが、ここでは各ピー  
ク値が負値にならない範囲で大きくとり、 $K = 1.64$  とした。この値は 4.6 において述べ  
る応答野の  $Q$  の値との関連から、ほぼ妥当な値であると考えられる。
- 2)  $\sigma_e$  は  $1/3$  オクターブ、 $\sigma_i = 1$  オクターブ程度の場合にピッチの計算値は心理実験デー  
タに最も近づく、 $\sigma_e$  の値は基底膜上では約  $1.25\text{mm}$  の長さに対応し、他の根拠から採用  
していた値  $1\text{mm}$  (5.3.1 参照) とほぼ同様の値である。 $\sigma_i$  についてはとくに妥当性を議  
論するデータはないが、第5章では  $\sigma_i/\sigma_e = 2.34$  としており、このモデルにおける  $\sigma_i/\sigma_e$   
 $= 3.0$  と大きな差異はない。

### (4) 各部応答波形から計算したピッチ

表 4.1 はキャリア周波数  $2000\text{Hz}$ 、変調周波数  $200\text{Hz}$  の場合の、特徴周波数が  $2000$   
 $\text{Hz}$  の場所の各部応答波形から計算したピッチと心理実験データ(4-3) とを比較したもの  
である。なお図 4.2 において  $P_2$  に対応するピッチは心理実験データ、計算値ともに  $2000$   
 $\text{Hz}$  となるのでこの表からは省略した。

表 4.1 振幅変調音(キャリア周波数:  $2000\text{Hz}$ 、変調周波数:  $200$   
 $\text{Hz}$ )の residue ピッチ — 計算値と心理実験値

	波 形 か ら の 計 算 値 (Hz)				心理実験データ (Hz)
	振幅変調音	基 底 膜	E P S P	内 部 電 位	
$P_1$	181.9	181.6	181.8	179.9	175.5~181.7
$P_3$	222.1	222.5	222.2	225.2	223.7~227.8

まず振幅変調音波形から計算したピッチは心理実験データと比べると、 $P_1$  は高いほうへ、また  $P_2$  は低いほうへはずれている。つぎに基底膜の振動波形から計算した値は心理実験データのほうに接近はしているがわずかである。

また EPSP 波形から計算したピッチもほとんど変化していない。(3)のパラメータによる側抑制回路の後の内部電位波形から計算したピッチは、ほぼ心理実験データの平均値に近い値となっている。

#### 4.5 計算値と心理実験値の比較

キャリア周波数を 1,200 Hz から 2,400 Hz まで 100 Hz きざみに変化させて、特徴周波数がキャリア周波数に等しい一次ニューロンの内部電位波形から residue ピッチの計算値を求め、その結果を心理実験データと比較して図 4.2 に示す。図 4.2 において●印は基底膜の振動波形よりの計算値、○印は一次ニューロンの内部電位波形からの計算値を示す。

この図から、基底膜の振動波形からの計算値は心理実験データに近づいているがきわめてわずかであり、一次ニューロンの内部電位波形からの計算値は心理実験データとほぼ一致していることがわかる。

#### 4.6 抑制の強さと応答野の Q の関連性

Kiang は一次ニューロンの応答野のせん鋭さを示す尺度として式 (3.22) に示すように  $Q$  なる量を定義した。彼らの生理実験によって測定された  $Q$  の値は、CF が 3 kHz 以上のニューロンではほぼ 4 以上である。そこで図 3.3 のモデルについて CF = 4 kHz の一次ニューロンの  $Q$  の値を、抑制の強さ  $K$  の値を変化させて計算する。ここでは入力正弦波音の周波数が高く一次遅れ要素の出力が十分平滑され時間的に変動しない場合を考えると、基底膜の各場所の振動の振幅値がそのまま一次ニューロンの EPSP の値とみなすことができる。すなわち角周波数  $\omega$  の正弦波入力信号に対する、 $CF = \beta/2\pi$  の一次ニューロンの EPSP は、

$$p(\omega, \beta) = |F(j\omega, \beta)| \quad (4.19)$$

となり、また一次ニューロンの内部電位は、

$$n(\omega, \beta) = \sum_{J=-M}^M \{W_e(J) - K \cdot W_i(J)\} \cdot p(\omega, \beta \cdot 2^{J/L}) \quad (4.20)$$

となる。したがってニューロンの発火のしきい値を  $\theta$  とすると、応答野を示す曲線は、

$$r(\omega, \beta) = \theta / n(\omega, \beta) \quad (4.21)$$

として計算することができる。この結果を $\sigma_e$

$=1/3$  オクターブ,  $\sigma_i=1$  オクターブとして

計算し図 4.1.4 に示す。この結果から抑制の強

さを示す  $K$  の値が小さければ  $Q$  の値は小さく,

生理実験データで観測されている値の 4 程度以

上になるためには, 有毛細胞と一次ニューロン

間に抑制性結合が存在し, 抑制は興奮より強く

働いていることが予測される。また応答野の  $Q$

を 4 以上にするための  $K$  の値と, 第二次

residue 効果を説明するための  $K$  の値とは

第二次 residue 効果を説明するための  $K$  の

値とはほぼ一致する。

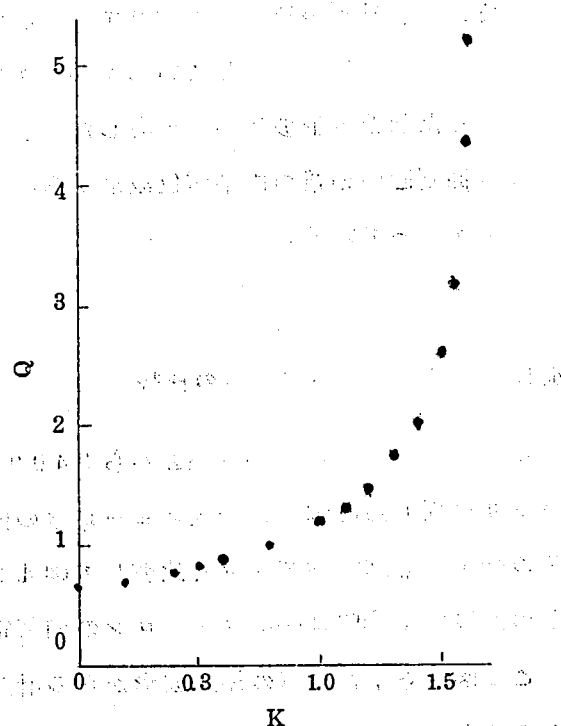


図 4.1.4 抑制の強さ  $K$  と一次ニューロンの応答野の  $Q$  の関係

#### 4.7 Fischler と Corn の仮説

Fischler ら<sup>(4-5)</sup> は Flanagan の基底

膜モデルを使って種々の特徴周波数の場所の振

動波形から residue ピッチを計算した。その

結果, 特徴周波数がキャリア周波数よりも十分

低い場所から計算した residue ピッチは心理実験データとほぼ一致することがわかった。そこ

で彼らは変調周波数を 200 Hz 一定とし, キャリア周波数を変化させて特徴周波数が 600 Hz の

場所の基底膜の振動波形から residue ピッチを計算し, この結果が心理実験データと一致する

から第二次 residue 効果は基底膜の特性により説明できると報告している。

しかし図 4.1.2 に示すように, キャリア周波数が 200 Hz の場合には特徴周波数が 600 Hz 附

近の場所 (図では 595 Hz) では特徴周波数が 2,000 Hz の場所に比べて振幅が非常に小さく

(計算によれば約  $1/137$ ), また一次ニューロンの応答野の尖鋭さを考えると特徴周波数が

600 Hz のニューロンはおそらく応答しないと考えられるから, この場所からピッチの情報がと

り出されていると考えることには無理があろう。やはり特徴周波数がキャリア周波数にひとしい

場所附近の振動波形を考えるべきであろう。したがって第二次 residue 効果は基底膜の段階ま

では説明できず, 側抑制メカニズムを考慮に入れる必要があると考えられる。

#### 4.8 本章のまとめ

- (1) 動的な知覚心理現象である第二次residue効果を振幅変調音波形，基底膜の振動波形，一次ニューロン神経線維のEPSP波形および一次ニューロンの内部電位波形から計算した。
- (2) その結果，一次ニューロンの内部電位波形から計算されたresidueビッチは心理実験値とよく合っていることが確認され，第3章で仮定した側抑制メカニズムの存在が支持された。
- (3) 側抑制メカニズムのパラメータとして設定した抑制の強さの値は，応答野のせん鋭さに関する生理実験データを説明するために設定した値と一致する傾向を示した。



## 第5章 特徴抽出機構のニューロン回路網モデル<sup>(5-1)(5-2)</sup>

聴覚入力情報は基底膜で二次元パターンに変換され、末梢から中枢へと神経系を並列に伝送されている。

各部位のニューロン層は特徴周波数のわずかに異ったニューロンが特徴周波数の順序に多数並んで構成されている。機械系にたとえば、中心周波数のわずかに異った狭帯域フィルターが多数並んだフィルターバンクと類似している。

聴覚情報はこのニューロン層をほぼ周波数スペクトルに対応する量に分解され伝送されている。

伝送系として、神経系が機械系の狭帯域フィルター群と本質的に異なる点は、

(1) ニューロン層の各チャンネルを伝送される信号の強さは、チャンネル間の相互干渉のために各チャンネルは独立でなく隣接チャンネルの信号の強さに影響される。

(2) 上位のニューロン層では、音信号が変化したときのみに対応する層が存在する。

この中でとくに2)の項目は、聴覚信号の特徴抽出の観点から眺めると非常に重要である。例をあげれば、楽器音の最初の立上り部分を除いて楽器の音を提示し、識別実験を行うと識別が非常に困難になるという結果が得られている。<sup>(5-3)</sup> また合成音声において、ピッチ周波数を変化させなければ不自然な音声となり了解度が悪いが、ピッチ周波数を変化させればかなり自然な音声に近くなり、了解度も向上する。このように音の振幅あるいは周波数の変化部分には聴覚情報の重要な特徴が存在していると考えられる。

さらに音の定常部分における周波数スペクトルも当然重要な特徴となるであろう。

さて、第3章および第4章では基底膜から一次ニューロンの段階までの末梢系のニューロン結合様式について考察したが、この章では上位の蝸牛神経核、中脳下丘および間脳内側膝状体までのニューロン結合様式を神経系のもつ音信号の周波数分析機能のせん鋭化および動的な特徴部分の抽出という面から考察する。

5.1ではニューロンの結合様式を推定する根拠となる特徴抽出に関する生理実験データを工学的な見地から整理して概説する。

5.2では生理学および解剖学的所見からモデルの構造を決定する。またシナプスに対応する一次遅れ要素の時定数がニューロンの応答の時間特性にどのような影響を与えるかについて考察し、次節への準備とする。

5.3ではモデルの各ニューロン層の動作と各層を構成するためのニューロン結合様式について述べる。

5.4では実際に音信号を入力としてモデルに加えたときの各ニューロン層の応答を時空間パ

ターンとして調べるための実験装置および計算機シミュレーションの方法について述べる。

5.5では単一正弦波音，周波数変化音および振幅変化音の各トーンバーストに対する各ニューロン層の応答の計算結果を種々の方法で図示し，また生理実験データと比較検討する。

5.6ではマスキング現象などの知覚心理現象が，生理実験データを基礎として構成されたモデルによりどの程度うまく説明されうるかについて討論する。

5.7では最近の薬理学的研究を参照して，モデルを構成するための基礎となっている側抑制機構の存在性について検討する。

5.8ではこの研究で構成されたモデルが電子回路化されたことについて触れる。

## 5.1 特徴抽出に関する生理実験データ

### 5.1.1 静特性に関する生理実験データ

ネコやサルなどの動物の聴覚神経に微小電極をそう入して行なう生理実験によって，単一正弦波音に対する，耳から各部位の単一ニューロンまでの周波数特性（通常はしきい値曲線であらわす）が調べられている。

3.1でも述べたように応答野の形に多様性はあるが，一般的傾向として，大脳皮質ニューロンを除いて，応答野の形はほぼV字形をなし，高次のニューロンほど応答野の形が狭くなっている。<sup>(5-4)</sup>

単一ニューロンの応答野の形が狭くなるにしたがって単一周波数の正弦波に対する各部位における応答しているニューロンの数は当然減少していくであろう。

また一つの部位においてはニューロンはその特徴周波数の順序に並んでいることが観測されている。<sup>(5-5)</sup>

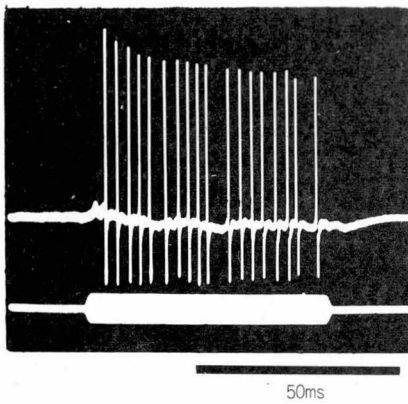
したがって各部位において特徴周波数の順序に並んでいるニューロン層上の応答の大きさを示す空間パターンが高次のニューロン層になるほどせん鋭化されていくであろう。この現象を空間パターンのシャープニングと呼ぶことにする。

### 5.1.2 動特性に関する生理実験データ<sup>(5-6), (5-7), (5-8), (5-9)</sup>

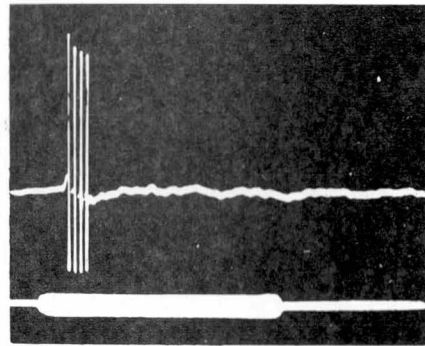
単一正弦波トーンバースト刺激に対して，各部位のニューロンの応答の動特性が調べられている。

この応答の様式により，ニューロンの示す性質を次のように分類することができる。

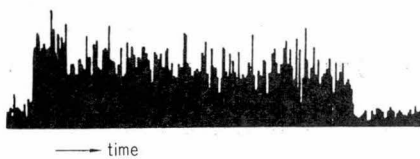
- (1) 持続形 (Sustained type)
- (2) 順応形 (Adaptation type)
- (3) ON形 (ON type)



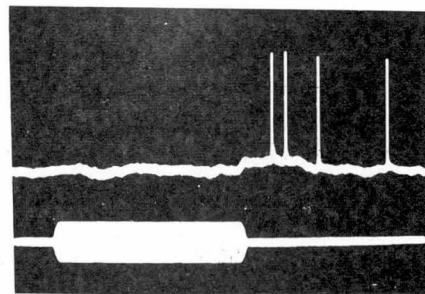
(a) 持続形ニューロンの応答



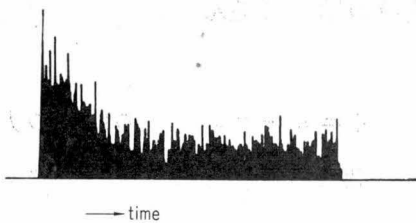
(d) ON形ニューロンの応答



(b) 持続形ニューロンのインパルスヒストグラム



(e) OFF形ニューロンの応答



(c) 順応形ニューロンのインパルスヒストグラム

図 5.1 単一正弦波音に対するニューロンの応答例

(4) OFF形 (OFF type)

(5) 無反応形 (NO response type)\*

(1)は図5.1(a)に示されるように音刺激の続いている間はほぼ同様な頻度でパルスが発生する。図5.1(b)はこの場合のパルスの発生度数ヒストグラムであるが、音刺激のある間は平均的にはほぼ一定の大きさの応答をしていることがわかる。

(2)は音刺激の続いている間応答をするが、一定の音刺激に対して応答は図5.1(c)の度数ヒストグラムに示すように時間とともに減少し一定値におちつく。

(3)は図5.1(d)に示されているように音刺激の始めのみに応答する。

(4)は図5.1(e)に示されているように音刺激のおわったときのみに応答する。

(5)は周波数変化音などには応答するが、単一正弦波音に対しては応答しない。

つぎに、周波数変化音(以後FM音と書く)に対する応答により、ニューロンの示す性質は次のように分類することができる。

(1) 無指向形 (No direction type)

(2) FM上昇形 (FM ascending type)

(3) FM下降形 (FM descending type)

(1)は周波数変化方向には無関係に、変化する音刺激の周波数が応答野の中にあれば応答する。図5.2の右図は、ある一次ニューロンの応答野を示すが、A印のように☆印間を正弦波状に音刺激の周波数を変化させて与えると、左図のように応答する。同図において下の曲線は入力周波数変化を示し、また上の図はパルスの度数ヒストグラムを示す。この上の図から音刺激の周波数が応答野を横切ったときのみに、このニューロンは応答していることがわかる。

それ以外のときもわずかに応答しているが、これは自発性放電である。

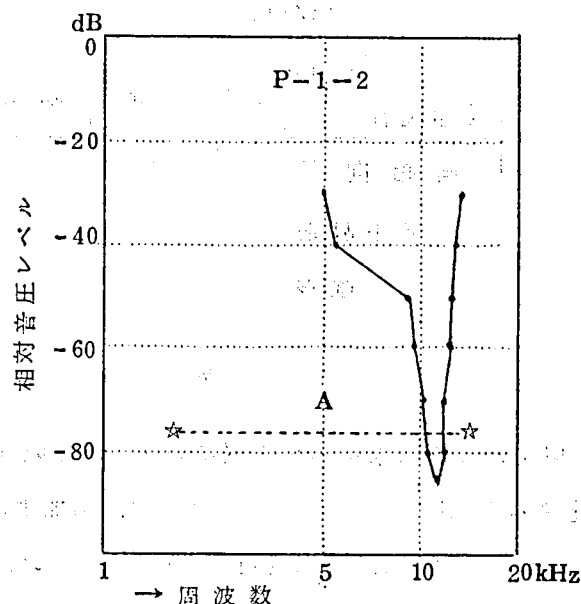
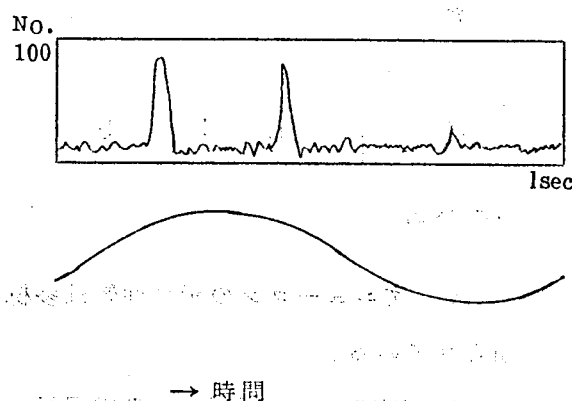


図5.2 周波数変化音に対する一次ニューロンの応答

\* ON-OFF形(音刺激のはじめとおわりのみに応答する)も存在するが、その数はごく少ない。

(2)は周波数の上昇時のみ応答する。

(3)は周波数の下降時のみ応答する。図5.3の右図は下丘の一つのニューロンの応答野を示す。

☆印間を正弦波状に周波数変化させた音を与えると、左図に示すように周波数の下降するときのみに応答していることがわかる。

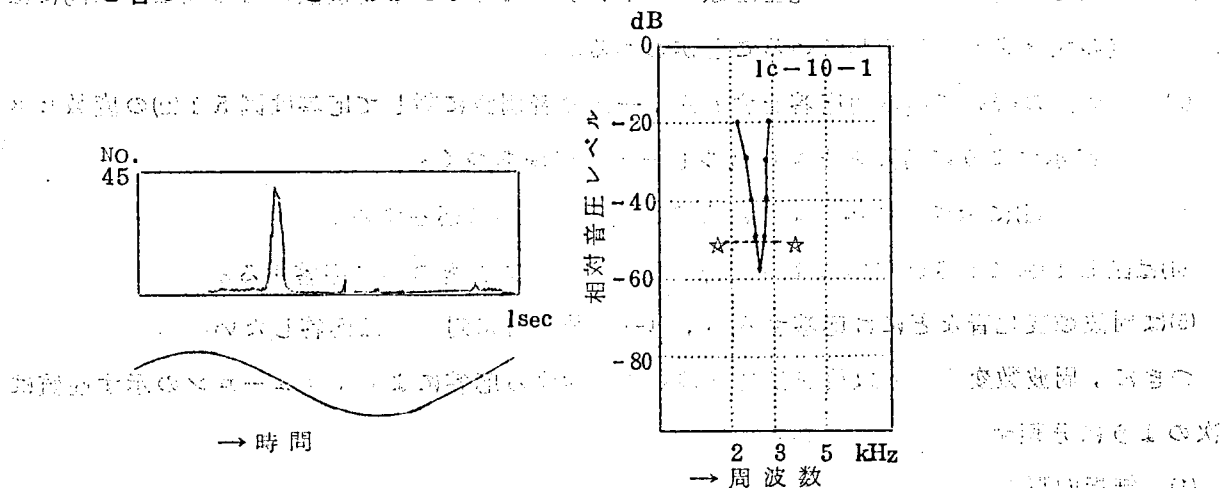


図5.3 周波数変化音に対する下丘ニューロンの応答

また正弦波音およびFM音のトーンバーストに対する動的応答の組み合わせにより表5.1のような15種類の性質を示すニューロンを考えることができる。しかし現在の生理学実験データによれば同表のすべての形のニューロンが観測されているわけではなく、○印で示した形のニューロンが次のように観測されている。すなわち一次ニューロンおよび二次ニューロンについてはA形およびB形、三次ニューロン（下丘ニューロン）についてはさらにその上にC形、D形、G形およびK形、四次ニューロン（内側膝状体ニューロン）についてはさらにその上にN形およびP形の存在が観測されている。

対純音 対FM音	持続形	順応形	ON形	OFF形	無反応形
無指向形	A	B	C	D	M
FM上昇形	E	F	G	H	N
FM下降形	I	J	K	L	P

表5.1 ニューロンの性質の分類

以上のように末梢から中枢に向かって段階を経るにしたがってニューロンの示す性質は多様化すると同時にまたニューロンの数は増加することが知られている。

なお表5.1のG形およびK形のニューロンは周波数変化の一方方向にのみ応答するのでFMニューロンと呼ばれている。下丘のFMニューロンは単一正弦波音のトーンバーストに対してON応答をするが、内側膝状体のFMニューロンの中には単一正弦波のトーンバーストに対してON応答をしないものがある。このようなニューロンは表5.1ではN形およびP形であるが、

FM Specialized ニューロンと呼ばれており、以後N形をFMS上昇形、P形をFMS下降形と呼ぶことにする。

## 5.2 モデルの構成法

### 5.2.1 モデルの構造

第2章において述べた基底膜および有毛細胞の電気回路モデル、ニューロンの計算機モデルを使用して図2.1.3に示した基底膜→有毛細胞→らせん神経節（一次ニューロン層）→蝸牛神経核（二次ニューロン層）→下丘核（三次ニューロン層）→内側膝状体（四次ニューロン層）の径路について、前述の生理実験データを満足するような神経回路網を合成（モデル化）する。

ただし、上オリブ核のニューロンは蝸牛神経核と下丘のニューロンの中間的な性質を示しており、構成法は下丘ニューロンの構成法から容易に類推することができるのでここでは省略する。

そこで次のような意図により、基底膜、有毛細胞層および一次ニューロン層から四次ニューロン層にいたる聴覚神経系のモデルを構成した。

まず一次ニューロンの順応現象はあまり顕著でなく、順応時間も早いので、原因は神経結合よりもむしろ他のこと（たとえば有毛細胞自体の性質）にあると考え、このモデルでは、一次ニューロン層ではB形を省略してA形のみとしている。

二次ニューロン層では持続形および順応形のニューロンを生理学的知見のとおりを実現する。

また三次ニューロン層では、新たに加わった性格の異ったニューロン層すなわちON形、OFF形、FM上昇形、FM下降形の各ニューロン層、および5.1で述べた静的な生理実験データを実現するために持続形のニューロン層をもつような形とする。順応形のニューロン層は二次ニューロン層と同様の方法で構成できるので省略する。

最後に四次ニューロン層では、さらに新たに加わったFMS上昇形、FMS下降形の各ニューロン層を実現する。その他のニューロン層は三次ニューロン層と同様の方法で実現できるので、ここでは省略する。

さて以上の意図を実現するために、図5.4に示されるような四段階十層のニューロン層を含む聴覚神経系のモデルを構成した。図中基底膜を示す箱は左端が前庭窓、右端が蝸牛頂に対応し、また、1つのニューロン層を示す箱は、70個のニューロンが左から右へ特徴周波数の高い方から低い方へ横に並んでいることを示す。各ニューロン層の名称は、その層の動作の特徴をよく表わすように名づけられている。

以下各層上のニューロンの位置は基底膜上に換算（そのニューロンと最も強く興奮性結合をもつ有毛細胞の基底膜上の位置）した前庭窓からの距離で表わし、各層について前庭窓側を左

側，蝸牛頂側を右側という表現をする。

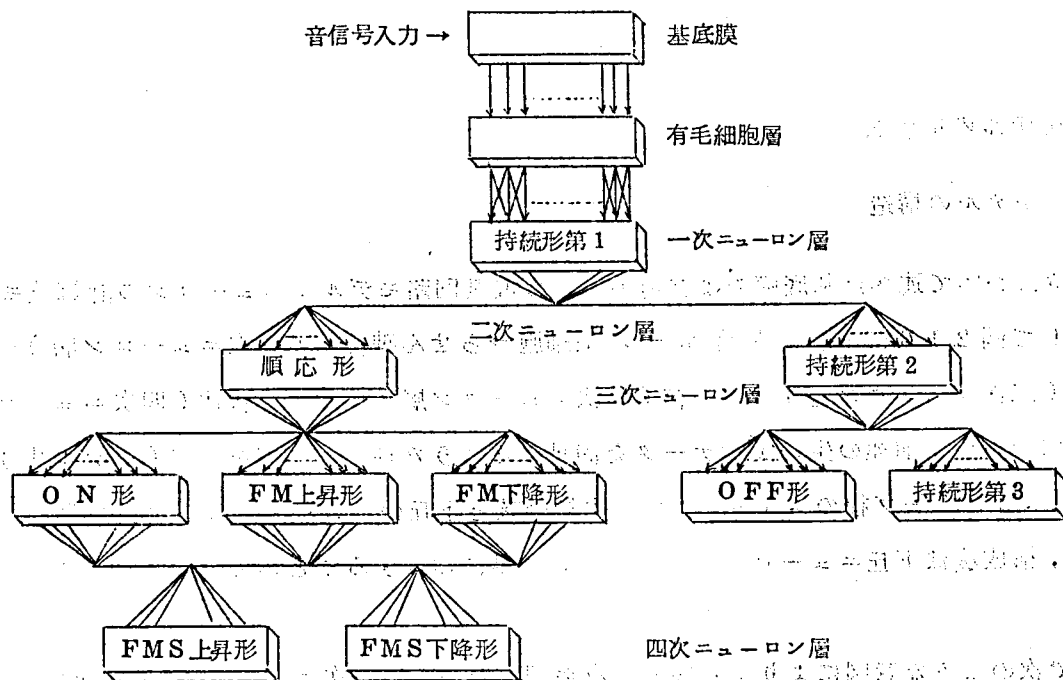


図 5.4 コンピュータシミュレーションで構成した聴覚神経系のモデル

モデルの構造については，

まず各層間に forward 形（求心性）の興奮性および抑制性結合を考える。<sup>\*\*</sup>

各層のニューロンが十分密に配列されていると仮定すれば，時刻  $t$  における各層の距離  $x$  の位置のニューロンの応答  $R(x, t)$  は，一段階低次層の距離  $\xi$  の位置の素子の時刻  $\tau$  における応答の大きさを  $g(\xi, \tau)$  とすれば，次式で表わすことができる。

$$R(x, t) = G \cdot F \left[ \int_0^t \int_{-\infty}^{\infty} h_e(t-\tau) \cdot W_e(\xi) \cdot g(x+\xi, \tau) d\xi d\tau - \int_0^t \int_{-\infty}^{\infty} h_i(t-\tau) \cdot W_i(\xi) \cdot g(x+\xi, \tau) d\xi d\tau - \theta \right] \quad (5.1)$$

<sup>\*\*</sup> 聴覚系では求心性神経径路（forward 形）の他に遠心性神経径路（backward 形）の存在が知られている。遠心性神経径路は，末梢系フィードバック系である上オリブ蝸牛束と，大脳皮質聴覚領から下降してくる中枢フィードバック系に分けられる。前者は神経系の保護という特殊な役割を果たし，また神経線維の数も約 500 本と非常に少ない。後者は意識の問題まで含めた高度の働きをしていると考えられているが，このモデルは間脳内膝状体までの比較的単純な音刺激に対する特徴抽出回路の段階までのものであるから，遠心性神経径路は含まれていない。

ここで  $F(X)$  はニューロンの非線形特性を表わす関数で、次式で示す特性を持っている。

$$F(X) = \begin{cases} X & (X \geq 0) \\ 0 & (X < 0) \end{cases} \quad (5.2)$$

また  $G$  はニューロンの利得で、図 2.9 の  $\tan \alpha$  である。 $\theta$  はニューロンのしきい値である。また  $h(t)$  は図 2.9 の一次遅れ回路のインパルス応答で、次のように表わされる。

$$h(t) = \frac{1}{T} \exp\left(-\frac{t}{T}\right) \quad (5.3)$$

$W(\epsilon)$  は神経結合関数で、図 2.9 の入力端子抵抗値の逆数の空間的分布を示す。また添字  $e$  は興奮性、 $i$  は抑制性を意味している。

各ニューロン層の性質を (5.1) のパラメータを決定することにより実現する。

## 5.2.2 シナプスの時定数と応答の時間特性の関連性

ニューロンの応答の動的特性に大きな影響を与えるパラメータ、すなわち興奮性シナプスの時定数  $T_e$ 、抑制性シナプスの時定数  $T_i$  および抑制の強さ  $K$  と応答の時間パターンの関連性について考察する。

図 2.9 に示したニューロンモデルにおいて、興奮性および抑制性を入力端子をそれぞれ一端子とし、かつ両端子が同一の入力信号を受けるものとする。このとき、入力信号の形を図 5.5 (a) のように仮定し、PSP の時間経過を計算する。

図 5.5 (a) の信号波形を  $v(t)$  とすると、

$$v(t) = U(t) - U(t - \alpha_d) \quad (5.4)$$

ここで  $U(t)$  は単位ステップ関数を表わしている。式 (5.4) のラプラス変換を行うと、

$$V(s) = \frac{1}{s} \cdot \{1 - \exp(-\alpha_d \cdot s)\} \quad (5.5)$$

ところで、ニューロンモデルの入力端子から PSP の発生点 (しきい値素子の前) までの伝達関数  $H_d(s)$  は、

$$H_d(s) = \frac{1}{1 + sT_e} - \frac{K}{1 + sT_i} \quad (5.6)$$

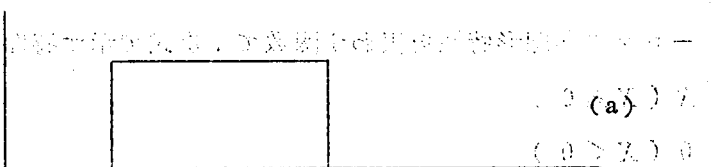
ここで  $K$  は興奮性結合に対する抑制性結合の強さを表わしている。

さて、PSP 信号のラプラス変換  $Y(s)$  は、式 (5.5) および式 (5.6) から

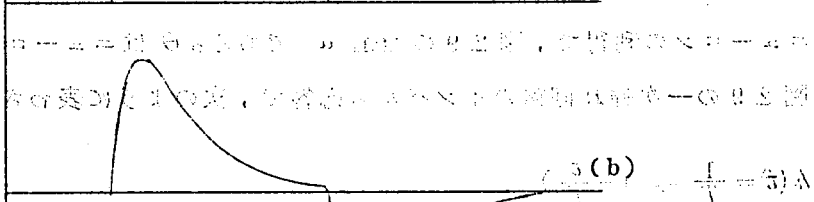
$$\begin{aligned} Y(s) &= V(s) \cdot H_d(s) \\ &= \frac{1}{s} \cdot \{1 - \exp(-\alpha_d \cdot s)\} \cdot \left( \frac{1}{1 + sT_e} - \frac{K}{1 + sT_i} \right) \end{aligned} \quad (5.7)$$



(2.5)



(3.5)



応答  
↑

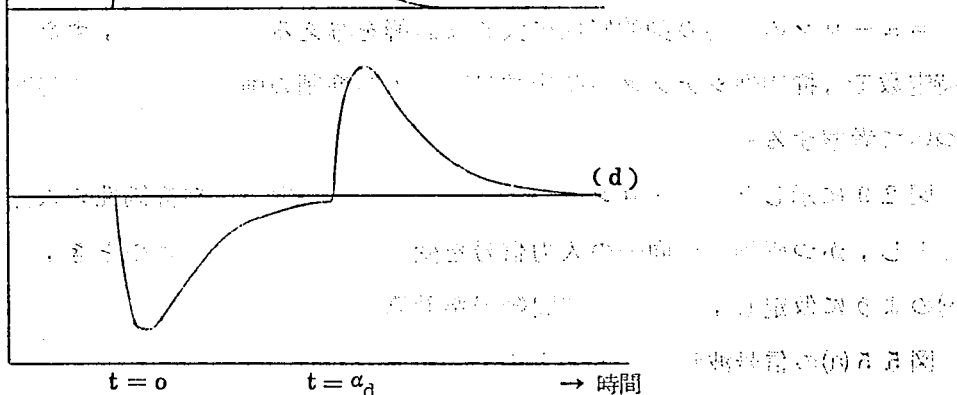
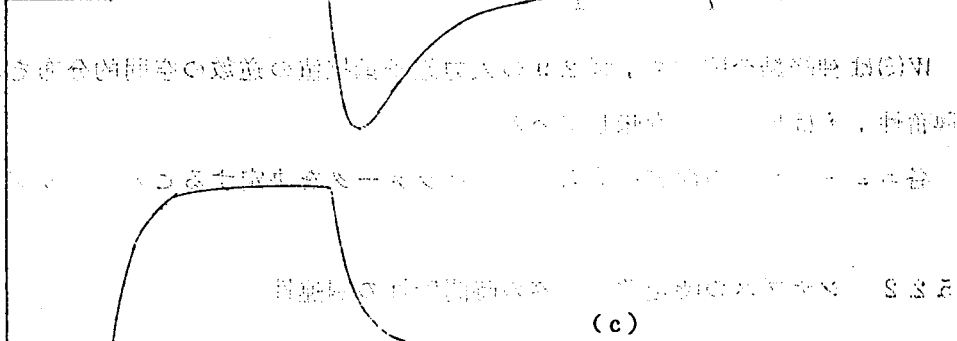


図 5.5 矩形的入力に対するニューロモデルの応答

式 (5.7) をラプラス逆変換すれば PSP 波形  $y(t)$  が求められ、

(5.8)

$$y(t) = (1 - K) \cdot \{ U(t) - U(t - \alpha_d) \} + \frac{1}{T_e} \cdot \{ \exp(-t/T_e) - K \cdot \exp(-t/T_i) \} + U(t - \alpha_d) \cdot \{ \exp(-(t - \alpha_d)/T_e) - K \cdot \exp(-(t - \alpha_d)/T_i) \} \quad (5.8)$$

となる。

式 (5.8) の右辺第一項は PSP 波形の直流分をあらわしている。また第二項は  $t = 0$  すなわち入力信号の印加部分に対する過渡応答成分、第三項は入力信号の終りの部分に対する過渡応答成分を表わしている。

次に PSP の形に及ぼす、 $K$ 、 $T_e$ 、 $T_i$  の各パラメータの影響を考察する。まず  $K$  について考えると、右辺第一項の直流成分は  $K < 1$ 、 $K = 1$ 、 $K > 1$  にしたがってそれぞれ正、ゼロ、負となる。また第二項、第三項の過渡応答成分については、 $K$  が大きくなるにしたがって定常

状態へ落ちつく時間が早くなる。

またPSPの形は $T_e$ と $T_i$ の大小関係により特徴的に異った形を示す。以下、三つの場合に分けてPSPの形がどのように変化するかについて計算する。

(1)  $T_e < T_i$  の場合

$K = 1$ として計算した結果を図5.5(b)に示す。 $t = 0$ において正方向の応答, $t = \alpha_d$ において負方向の応答をしている。この場合は $T_i/T_e = 2$ としているが、この比が大きくなるにしたがって応答のピークからの減衰の勾配がゆるやかになる。

図2.9に示されるニューロンモデルが非負値のしきい値をもつとすれば、ニューロンモデルの出力はON形あるいは順応形の特性をもちことになる。

ニューロンモデルがON形となるかあるいは順応形となるかについては、ニューロンモデルのもつパラメータにより決定され、 $T_i/T_e \rightarrow$ 小、 $K \rightarrow$ 大、 $\theta \rightarrow$ 大 となるにしたがって順応形からON形の性質に近づいていく。

(2)  $T_e = T_i$  の場合

$K = 1$ であればすべての $t$ について $y(t) = 0$  となるので、 $K = 0.7$ として計算した結果を図5.5(c)に示す。

入力信号の存在する間、PSPは持続して正の値をとり、したがって持続形のニューロンを構成する場合には $T_e = T_i$ とすることにより実現可能であろう。 $T_e (= T_i)$ の値はPSPの立上り、立下りの時間を規定する。

(3)  $T_e > T_i$  の場合

$K = 1$ ,  $T_e/T_i = 2$  として計算した結果を図5.5(d)に示す。(1)の場合と全く対称的に $t = 0$ において負方向の応答, $t = \alpha_d$ において正方向の応答をしている。したがって、OFF応答形ニューロンを構成する場合には $T_e > T_i$ として実現することができる。

### 5.3 各ニューロン層の動作とニューロンの結合様式

各層のニューロンの性質は式(5.1)のパラメータの値によって定まるが、種々のパラメータのうち、神経結合関数と一次遅れ回路の時定数が特に重要である。

以下各層の動作とその動作を実現させるための結合のパラメータについて述べる。

(1) 持続形ニューロン層

単一正弦波音に対して、基底膜は広い範囲にわたり振動し、したがって有毛細胞を広い範囲

にわたり反応していると考えられる。ところが生理実験データ<sup>(5-10)</sup>によれば単一の一次ニューロンの応答野はほぼV字形をなし、基底膜の空間的な振動パターンから想像されるよりもはるかにシャープな形状を示している。このことは一次ニューロン層上の興奮の空間パターンが有毛細胞層上のそれに比べてシャープニングされていることに対応する。上の生理学的事実は第3章において有毛細胞層と一次ニューロンとの間に側抑制機構の存在を仮定することにより説明した。そこでここでは神経結合関数を2.5で述べたように正規分布曲線と仮定する。

上述のシャープニング現象は $\sigma_e$ を $\sigma_i$ より小さく選び、ニューロン回路網に空間的な同相の帯域フィルタ特性をもたせることにより実現できる(図5.6(a))。 $\sigma_e$ の値は臨界帯域幅に対応する基底膜上での $1.3 \text{ mm}$ <sup>(5-12)</sup>幅とほぼ等しい値に定め、 $\sigma_i$ の値は有毛細胞層上の応答のピークの位置が保存されるような値を実験的に探して選んだ。またここでは興奮性および抑制性結合の強さを等しく選ぶ。

すなわち、

$$K = \int_{-\infty}^{\infty} W_i(\xi) d\xi / \int_{-\infty}^{\infty} W_e(\xi) d\xi = 1 \quad (5.9)$$

とする。またこの層ではニューロンのしきい値 $\theta$ を0とする。すなわち式(5.4)は空間的な直流分除去を意味し、したがってこの層では基底膜が無振動状態でない限り、いずれかのニューロンが応答することになる。

つぎに応答の時間特性については、 $T_e = T_i$ とすることにより、このニューロン層の特徴である持続形の応答特性を実現している。これらの時定数の値については生理学的には哺乳類運動ニューロンで3.5~6.1 msecという値が得られているが、<sup>(5-11)</sup>ここでは前述のように5 msecとしている。

つぎに単一ニューロンの応答野の形は末梢から中枢に向かうにつれて鋭い形になるという生理学的事実はモデルにおいてはニューロン層上の応答の空間パターンがシャープニングされるという形で実現する。

また二次ニューロン層および三次ニューロン層における持続形ニューロン層も同様の方法で構成する。

## (2) 順応形ニューロン層

この層は空間パターンのシャープニング作用とともに、単一正弦波音のトーンバーストに対しては順応現象を示すような応答をする。

したがって、ニューロン回路網には持続形ニューロン層と同様に、空間的な同相の帯域フィルタ特性をもたせるために $\sigma_e < \sigma_i$ とし、時定数については、5.2.2で述べたように興奮の立上がりを早く抑制の立上がりを遅くするために $T_e < T_i$ とする(図5.6(a))。 $T_e$ と $T_i$ の選び方により順応現象の早さを規定できる。

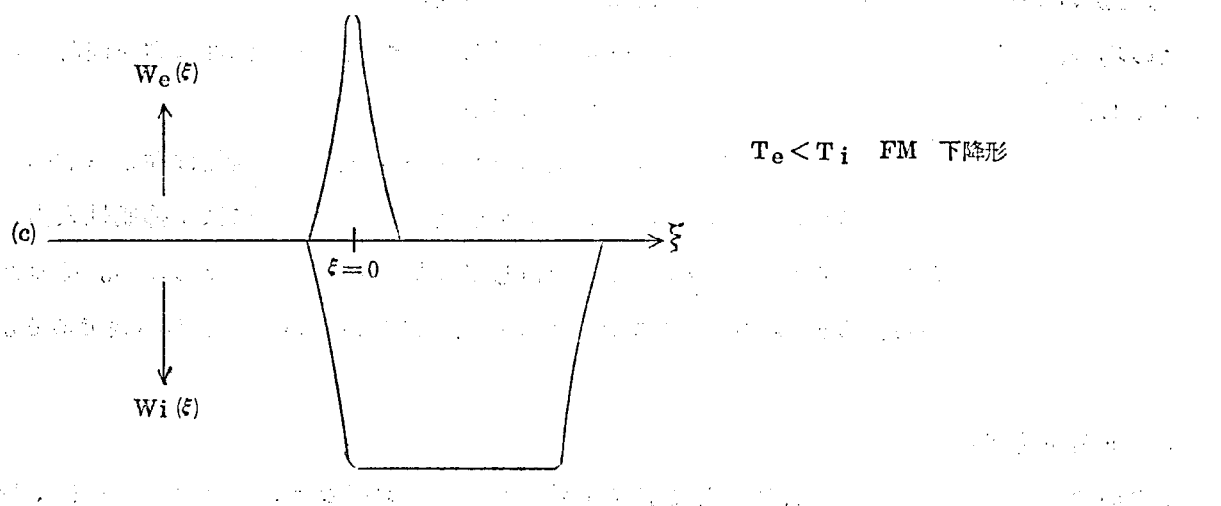
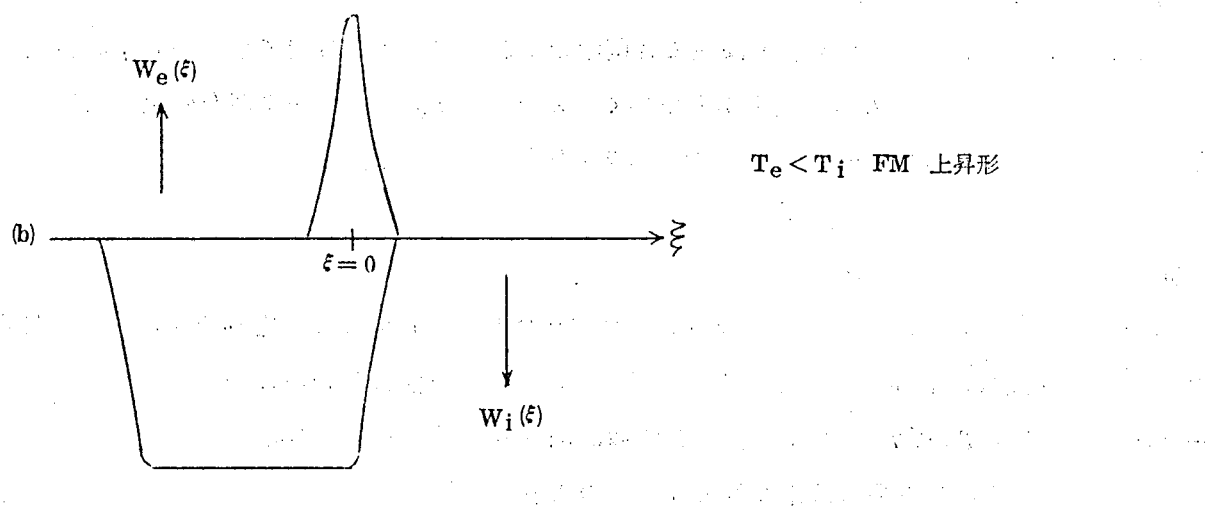
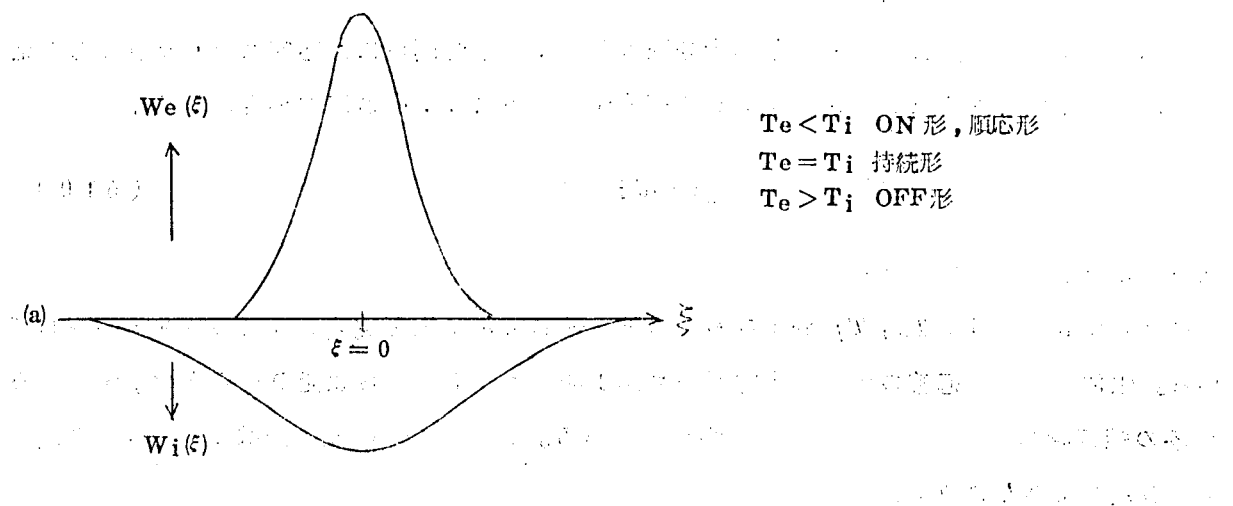


図 5.6 各層の神経結合関数の形と時定数

### (3) ON形ニューロン層

順応形ニューロン層における抑制が十分強ければ、一定時間後には応答はなくなり、ON応答となる。すなわちON形ニューロン層を構成するためには、 $\theta$ の値が小さければ、

$$K = \int_{-\infty}^{\infty} W_i(\xi) d\xi / \int_{-\infty}^{\infty} W_e(\xi) d\xi > 1 \quad (5.10)$$

であることが必要条件である。

モデルにおいては、 $T_e$ 、 $T_i$  および  $\theta$  の値と関連して  $K$  の値を定めON応答特性を実現している。生体ではON応答の中にも出力パルスが1発だけのものから数発のものまで、すなわち応答の継続時間の異なるものが種々観測されている。この応答の継続時間は、モデルは  $T_e$ 、 $T_i$  の差および  $K$  の値に大きく依存する。

### (4) OFF形ニューロン層

この層は、ON形ニューロン層とは逆に音刺激のおわりに応答する層であるから、興奮性入力の上上がりより抑制性入力の上上がりを早くするために  $T_e > T_i$  および  $\theta$  の値と関連して  $K$  の値を1より大きい値に定め、OFF応答特性を実現している。

### (5) FM上昇形ニューロン層

この層のニューロンは単一正弦波音のトーンバーストに対してはON応答をするが、FM音に対しては周波数の上昇変化に対してのみ応答する。この機能は時定数についてはON形ニューロン層と同じく  $T_e < T_i$  とし、神経結合関数は図5.6(b)のように左右非対称に定めることによって実現できる。この機構は定性的にはつぎのように説明される。FM音の周波数が低い方から高い方になると基底膜上の最大興奮点の位置は蝸牛頂側から前庭窓側へ移動する。それにしたがって、一次ニューロン層上および順応形ニューロン層上の興奮は右から左へ移動する。

この場合はFM上昇形ニューロン層のニューロンに対し興奮性入力と抑制性入力と同時に加わり、しかも  $T_e < T_i$  であるからこのニューロン層は応答する。

つぎに、周波数が高い方から低い方になると順応形ニューロン層上の興奮は左から右へ移動する。そのときFM上昇形ニューロン層のニューロンが応答しないためには、抑制性入力が増加し興奮性入力より大きかつ早く ( $T_e < T_i$  の分も補償して) 加わらなくてはならない。そのためには抑制性結合のひろがりが増加し興奮性結合のそれよりも左側にのびていなければならない。

### (6) FM下降形ニューロン層

この層のニューロンは、FM音に対してFM上昇形ニューロン層のニューロンとは逆に、周波数の下降変化に対してのみ応答し、単一正弦波音に対してはFM上昇形ニューロン層と同様にON応答をする。これらの性質は、時定数に関しては  $T_e < T_i$  とし、神経結合関数を図5.6

(c)のようにFM上昇形ニューロン層とは対称的に定めることにより実現する。

(7) FMS上昇形およびFMS下降形ニューロン層 (5-13)

この層のニューロンは、単一正弦波音のトーンバーストに対しては応答をせず、FM音の上昇方向あるいは下降方向の周波数変化にのみ応答するニューロンである。

このような性質をもつニューロンは、下丘より一段階上位の内側膝状体に存在する。そこでモデルにおいては三次ニューロン層の後に内側膝状体に対応するFMS上昇形およびFMS下降形ニューロン層を構成する。

以下FMS上昇形ニューロン層の三通りの構成法について述べる。

1) FM上昇形ニューロン層とFM下降形ニューロン層の結合による方法

両ニューロン層の応答の共通点は単一正弦波音のトーンバーストにON応答を示すことである。そこで何らかの形で互いの層間の応答の差をとればON応答は抑制され、FM Specialized ニューロンの構成できる可能性がある。しかしFM上昇形ニューロン層上のON応答とFM下降形ニューロン層上のON応答は応答するニューロンの範囲および継続時間は正確に等しいとはいえないから、単純に差をとるだけでは実現できない。したがってFMS上昇形ニューロン層はFM上昇形ニューロン層の一つのニューロンから興奮性の入力を受け、FM下降形ニューロン層のいくつかのニューロンの出力の時間空間的加重和を抑制性入力として受けるような形とすれば構成することができる。

したがって(5.1)と同様の表現形式をとれば、時刻 $t$ における位置 $x$ のFMS上昇形層のニューロンの応答 $R(x, t)$ は、FM上昇形ニューロン層およびFM下降形ニューロン層の位置 $\xi$ のニューロンの時刻 $\tau$ における応答の大きさをそれぞれ $R_1(\xi, \tau)$ 、 $R_2(\xi, \tau)$ とし、ニューロンが層上に密に配列されていれば次式で表わすことができる。

$$R(x, t) = G \cdot F \left[ \int_0^t h_e(t-\tau) \cdot R_1(x, \tau) d\tau - \int_0^t \int_{-\infty}^{\infty} h_i(t-\tau) \cdot W_i(\xi) \cdot R_2(x+x' + \xi, \tau) d\xi d\tau - \theta \right] \quad (5.11)$$

ここで $x'$ はFM上昇形ニューロン層とFM下降形ニューロン層の最大応答ニューロンの位置を一致させるためのものである。

2) ON形ニューロン層とFM下降形ニューロン層からの結合による方法

ON形ニューロン層はFM音に対して、音のはじめおよび周波数の上昇変化、下降変化共に応答する。したがってFMS上昇形ニューロン層は、ON形ニューロン層から興奮性入力を受け、FM下降形ニューロン層のいくつかのニューロンの出力の時間的空間的加重和を抑制性入力として受けるような形とすれば構成することができる。この場合の $R(x, t)$ は、 $R_1(x, t)$ をON形ニューロン層の応答とみなすことにより式(5.11)で表わすことができる。

### 3) 2種のFM上昇形ニューロン層からの結合による方法

三次ニューロン層のFM上昇形ニューロン層を図2.9の $T_e$ ,  $T_i$ を比較的小さな値で構成した層をFMA<sub>1</sub>層, また $T_e$ ,  $T_i$ を比較的大きな値で構成した層をFMA<sub>2</sub>層と仮に名づける。このときFMA<sub>1</sub>層のFM音に対する応答はFMA<sub>2</sub>層の応答よりも時間遅れが小さい。この時間遅れの差を利用して, FMA<sub>1</sub>層から興奮性入力を受け, FMA<sub>2</sub>層から抑制性入力を受けるニューロン層を構成する。このFMS上昇形ニューロン層は一方向の周波数変化に対して,はじめには大きく応答するが時間と共に応答は小さくなり, ついに消失する。

なおFMS下降形ニューロン層は上述の方法と対照的な方法(すなわちFM上昇形とFM下降形を入れ変える)で実現することが可能である。

## 5.4 実験方法

図5.4に示された聴覚神経系モデルにおいては, 基底膜および有毛細胞モデルの部分は電気回路で, その後の部分は計算機シミュレーションで構成されている。基底膜モデルに加えられた一つの音信号に対する有毛細胞層および10層のニューロン層の応答を調べるための実験方法をハードウェア部とソフトウェア部に分けて説明する。

### 5.4.1 ハードウェア部

この実験では, 基底膜モデルの出力端子を一つおきに(基底膜の長さ0.5mmごとに対応し, 特徴周波数は約2/15オクターブ間隔に相当する)70チャンネル使用し, 有毛細胞層, 各ニューロン層とも素子数は70とした。

ある一つの音信号から有毛細胞層の応答を紙テープに記録する段階までの実験の構成図を図5.7に示す。

まず2チャンネルテープレコーダーの第1チャンネルに音信号を, 第2チャンネルに1kHzのクロックパルスを録音する。

有毛細胞モデル(図2.6)は70個すべてが全く同じ特性であると仮定しているから, 1個のみ製作して70個を次のように切換えて使用する。すなわち, ある音信号に対して, まず有毛細胞モデルは基底膜モデルの第1番目の出力端子に接続され, 出力は1ms/c サンプルングでA-D変換され, 8単位の紙テープに2進形式で8ビットに量子化されて紙テープにさん孔される。次に有毛細胞モデルは基底膜モデルの第2番目の出力端子に接続され, 同様に出力の紙テープができる。以下基底膜モデルの70番目の出力端子までについて同様のことをくりかえし, 一つの音信号に対して70個の有毛細胞モデルの出力を記録した紙テープを作製する。

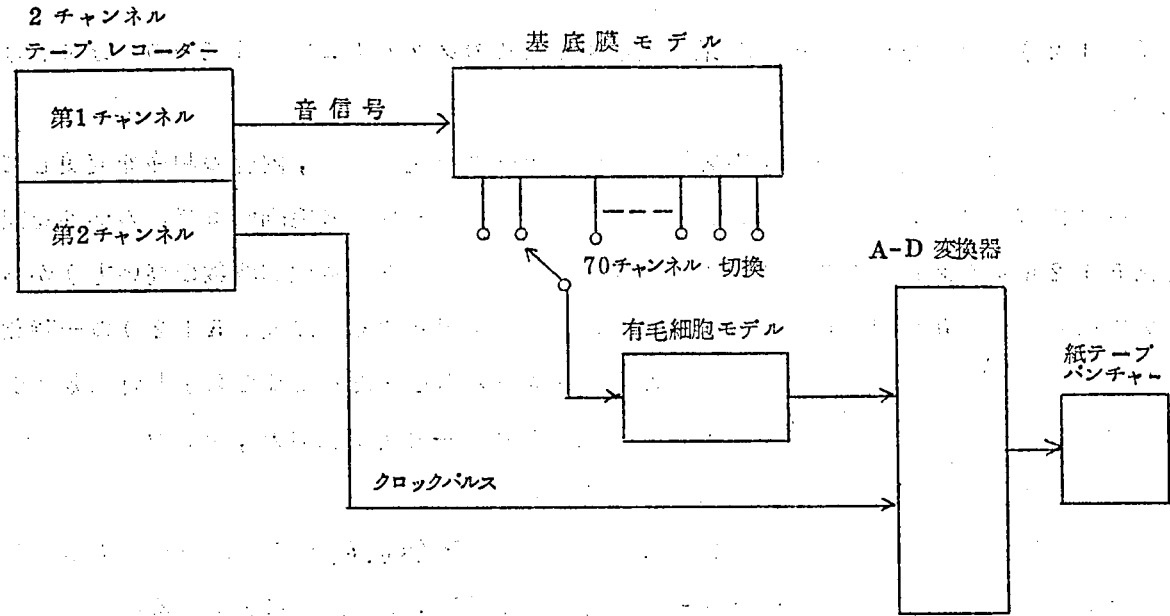


図 5.7 実験装置の構成図

この紙テープの長さは A-D変換器の都合により各チャンネルにつき 512 サンプル (すなわち 512 キャラクター) としている。

またフォトリダーの読み取りの誤りを防止するために紙テープ各チャンネルのデータの前後にオールマークを、さらにそれらの前にオールマークとチャンネル番号をさん孔している。一つの音信号に対して上述の紙テープの  $512 \times 70 = 35840$  サンプルのデータが有毛細胞モデルの出力として与えられることになる。

#### 5.4.2 ソフトウェア部

一次ニューロン層以下の応答は、この紙テープを入力データとして電子計算機シミュレーション (IBM/360-40G) により、式 (5.1) によって計算される。

モデルにおいては、各層上に 70 個のニューロンが離散的に並んでいるので式 (5.1) は次のような形となる。

$$R(x_n, t_n) = G \cdot F \left[ \sum_{\tau_n=0}^{t_n} \sum_{\xi_n=-10}^{+10} h_e(t_n - \tau_n) \cdot W_e(\xi_n) \cdot g(x_n + \xi_n, \tau_n) - \sum_{\tau_n=0}^{t_n} \sum_{\xi_n=-10}^{+10} h_i(t_n - \tau_n) \cdot W_i(\xi_n) \cdot g(x_n + \xi_n, \tau_n) - \theta \right] \quad (5.12)$$

ここで変数  $x, t, \xi, \tau$  につけられた添字  $n$  は、それぞれの変数が整数値をとることを示したものである。また一つのニューロンは興奮および抑制それぞれについて最大 21 個の入力端子をもつとしているので、 $\xi_n$  の変化範囲は -10 から +10 の範囲となる。



式(512)の計算を行い、その結果を表示するためのソフトウェア部は三つの部分に分けられる。

第一の部分は有毛細胞モデルの出力を記録した紙テープを読みとり、内容の順序を変更して磁気テープに書きこむプログラムである。紙テープの順序は一つの有毛細胞モデルの応答を記録した512キャラクターのデータをチャンネル番号の小さい方(特徴周波数の高い方)から大きい方に向けて70組配列したものである。このような配列であれば式(512)の一時刻の応答を計算するためにほとんどすべての入力データを読みこまなくてはならず非常に効率が悪い。そこで入力データは各サンプリング時刻毎に70個一まとめにされ、サンプリング時刻の順序に512組配列され磁気テープに書きこまれる。

プログラムの第二の部分は式(512)にしたがって、 $R(x_n, t_n)$ の計算を行うものである。プログラムの主要部分のフローチャートを図58に示し、かんたんに説明する。

① 次のパラメータの値をカードより読みこみ、設定する。サンプリング周期(ST), 興奮性シナプスの時定数(CR), 抑制性シナプスの時定数(CRI), しきい値(TH), 抑制の強さ(K), ニューロンの利得(GAIN)。

② 興奮性神経結合関数(W<sub>E</sub>(J))および抑制性神経結合関数(W<sub>I</sub>(J))をそれぞれカードから読みこむ。

③ ある時刻におけるニューロンのEPSP(EPSP(J)), IPSP(IPSP(J)), その時刻より一単位時間(=1 msec)前のEPSP(AEP(J)), IPSP(AIP(J))などの初期値を0とする。なおニューロンの数は一層について70個としているが、両端の効果を考慮に入れて90個として計算を行う。

④ 興奮性シナプスのインディシアル応答の入力印加後、一単位時刻(=1 msec)の値(T<sub>1</sub>), 単位入力消失後、一単位時刻の値(T<sub>2</sub>)および抑制性シナプスのそれぞれの値(T<sub>3</sub>およびT<sub>4</sub>)を計算する。

⑤ Lを1から512まで1きざみで変化させて④までの演算をくり返すことを指定する。

⑥ 磁気テープから70個の一段階低次層のニューロン(一次ニューロンについての演算を行う場合には有毛細胞層)の同一時刻における応答の大きさ(E<sub>X</sub>(J))を読みこむ。

⑦ 70個のニューロンのEPSPを計算する。まず⑦において空間的加重和を計算し、次に⑦において時間的加重和を計算する。この時間的加重和の計算は4.3.3で述べた方法と同様の方法で行う。

⑧ 70個のニューロンのIPSPを計算する。まず⑧において空間的加重和を計算し、次に⑧において時間的加重和を計算する。

⑨ 70個のニューロンについて出力(POT(J))を計算する。

⑩ 70個のニューロンについてEPSP(J), IPSP(J)の値を0にリセットする。

⑪ 70個のニューロンの出力(POT(J))を磁気テープに書きこむ。

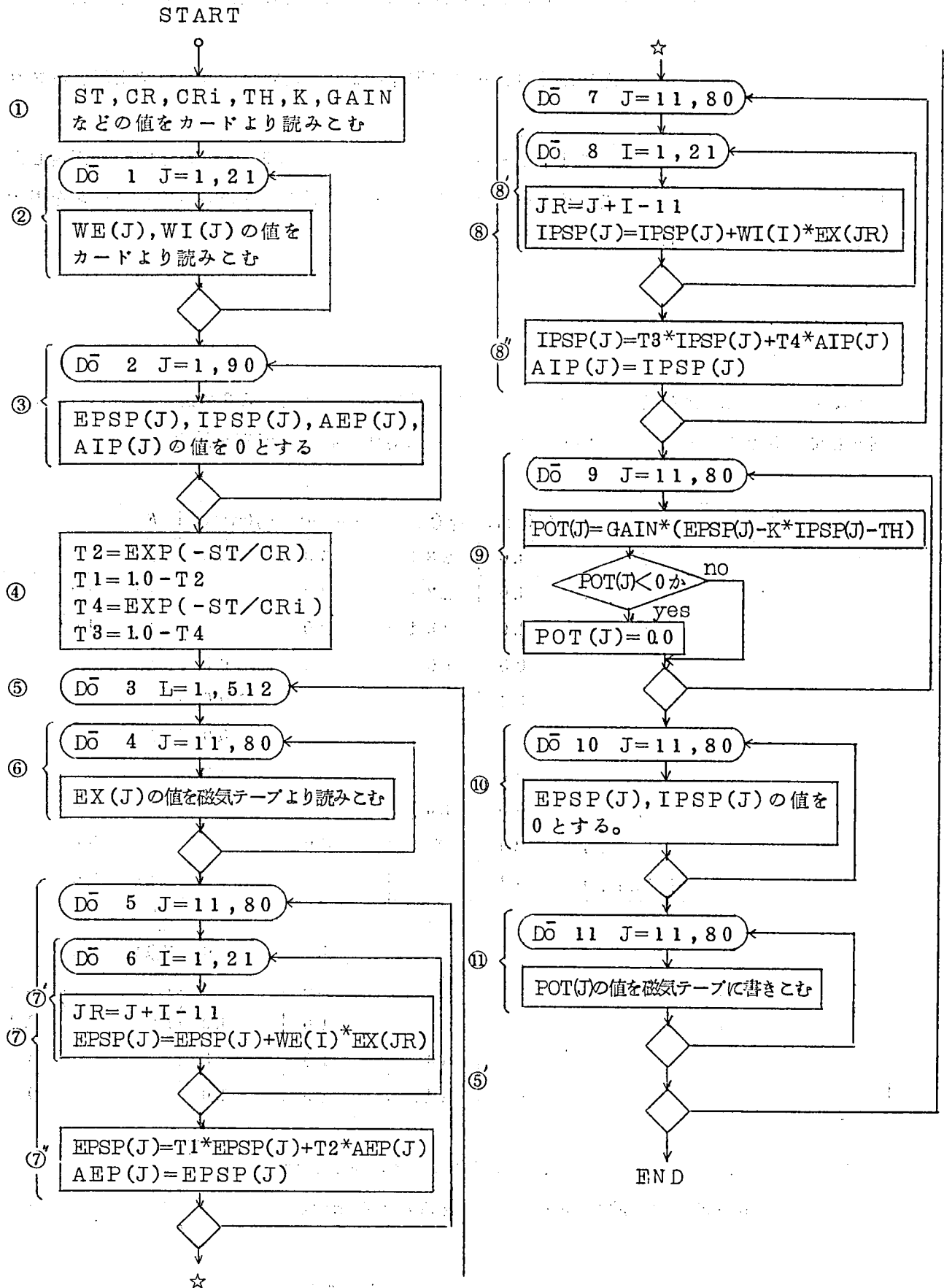


図 5.8 各ニューロン層の応答を計算するためのフローチャート

さて以上の操作で70個のニューロンの応答は1 msec 毎にその値が求められ、磁気テープに書きこまれる。

次にソフトウェアの第三の部分は磁気テープに書きこまれた内容を種々の形で表示するプログラムである。

表示のためのプログラムとしては、単一ニューロンの応答の時間パターン、時間を固定したときのニューロン層の応答の空間パターンおよびニューロン層の応答の時空間パターンを表示するプログラムを作成した。

## 5.5 実験結果

図5.4に示した聴覚神経系のモデルにおいて、パラメータの値を5.3で述べた制約内で、一例として表5.2のように定めていくつかの音信号に対する各層の応答を計算した。

次数	層の種類	$\sigma_e$ (mm)	$\sigma_i$ (mm)	$T_e$ (msec)	$T_i$ (msec)	$K$	$G$	$x'$ (mm)
1次	持続形第1	1.0	2.34	5.0	5.0	1.0	5.0	—
2次	順応形	1.0	2.34	2.0	10.0	1.0	2.0	—
	持続形第2	1.0	2.34	2.0	2.0	1.0	4.0	—
3次	ON形	0.5	1.0	2.0	10.0	1.5	3.0	—
	FM上昇形	0.4	*	2.0	10.0	1.0	5.0	—
	FM下降形	0.4	*	2.0	10.0	1.0	5.0	—
	OFF形	0.5	1.0	5.0	2.0	2.0	10.0	—
	持続形第3	0.5	1.0	2.0	2.0	1.0	5.0	—
	FM上昇形(OFF)	0.4	*	8.0	2.0	1.0	5.0	—
	FM下降形(OFF)	0.4	*	8.0	2.0	1.0	5.0	—
4次	FMA-FMD	0	1.0	1.0	5.0	2.0	1.5	2.0
	FMD-FMA	0	1.0	1.0	5.0	2.0	1.5	-2.0
	ON-FMD	0	1.0	1.0	1.0	1.0	3.0	1.0
	ON-FMA	0	1.0	1.0	1.0	1.0	3.0	-2.0
	FMA-FMA	0	0.4	1.0	1.0	1.5	4.0	0
	FMD-FMD	0	0.4	1.0	1.0	2.0	4.0	0

(註)  $\theta$  の値は持続形第1層では0、他の層ではごく小さい正值

$\sigma_e = 0$  とは興奮性結合が一本のみであることを示す。

表5.2 計算に用いた各パラメータの値

### (1) 単一正弦波トーンバーストに対する応答(1)

実験例として、まず  $1\text{ kHz}$  約  $50\text{ msec}$  (rise, fall time 各  $5\text{ msec}$ ) のトーンバースト音信号としてモデルに加えた。

#### 1) 時間パターン表示

図 5.1 の生理実験データと対応させるために、実験によって求めた各層の特徴周波数  $1\text{ kHz}$  ( $x=1.6\text{ mm}$ ) の単一ニューロンの応答の時間パターンを図 5.9 に示す。縦軸は応答の大きさを表わし、横軸は時間を  $1\text{ msec}$  サンプルングで示している。

持続形ニューロン層：図 5.9 (a) は一次ニューロンの応答であるが、二次および三次の持続形ニューロン層のニューロンもほぼ同様な応答を示し、音信号に対してほぼ一定で持続的な応答をしている。図 5.1 (a), (b) に対応する。

順応形ニューロン層：図 5.9 (c) にその応答を示すが、応答ははじめ強く、一定時間後に定常値におちつく。これは図 5.1 (c) と傾向がよく合っている。

ON形ニューロン層 (図 5.9 (d))：音信号のはじめのみに応答し、図 5.1 (d) に対応する。

OFF形ニューロン層 (図 5.1 (e))：音信号のおわりのみに応答し、図 5.1 (e) に対応している。

以上のように出力の形は生体と異なってアナログ値であるが、生体の場合と同様に持続形、順応形、ON形およびOFF形の機能を持たせ得ることができた。

#### 2) 時空間パターン表示

生理実験では応答の時空間パターンを表示することは困難であるが、モデル実験においては容易である。

各層 70 の素子の応答を同時に観察するために、時空間パターンとして表示する。

図 5.10 では、 $x$  軸は各層上の基底膜の長さ方向に対応した位置を表わし、左側から右側に向かって特徴周波数の高い素子から低い素子の順序に特徴周波数の対数間隔で配列されている。 $t$  軸は時間軸で、1 区分が  $5\text{ msec}$  であり、 $z$  軸は応答の大きさを表わす。

図 5.10 に示される各層の応答の特徴は次のように整理される。

有毛細胞層：時間を固定して眺めた空間パターンは、応答の定常部分では Békésy の観測によって得られた基底膜の振動の包絡線 (図 2.2) と同様の形をしている。このことは当然予想されるとおりである。

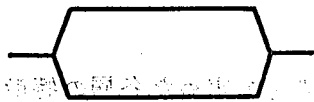
持続形第 1 ニューロン層：有毛細胞層の応答が空間的にシャープニングされた形となり、時間的には音信号に対して持続的に応答している。

持続形第 2 ニューロン層：さらにシャープニングされている。

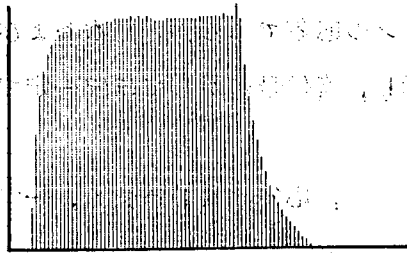
順応形ニューロン層：空間パターンのシャープニング現象のほか、時間的には順応現象があらわれている。

持続形第 3 ニューロン層：持続形第 2 ニューロン層に比べてさらにシャープニングされている。

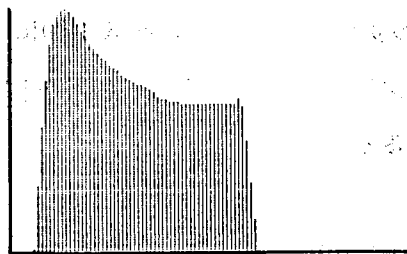
ON形ニューロン層：音信号のはじめだけに応答している。順応形ニューロン層に比べて空



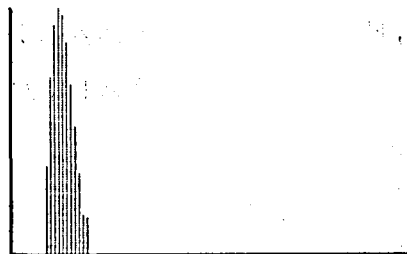
(a) 音信号の包絡線



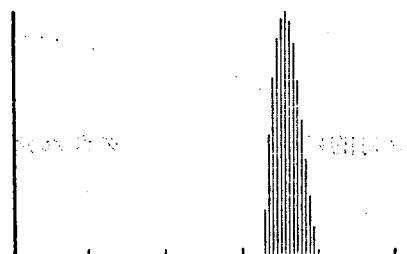
(b) 一次低通過フィルタの応答



(c) 順応形ニューロンの応答



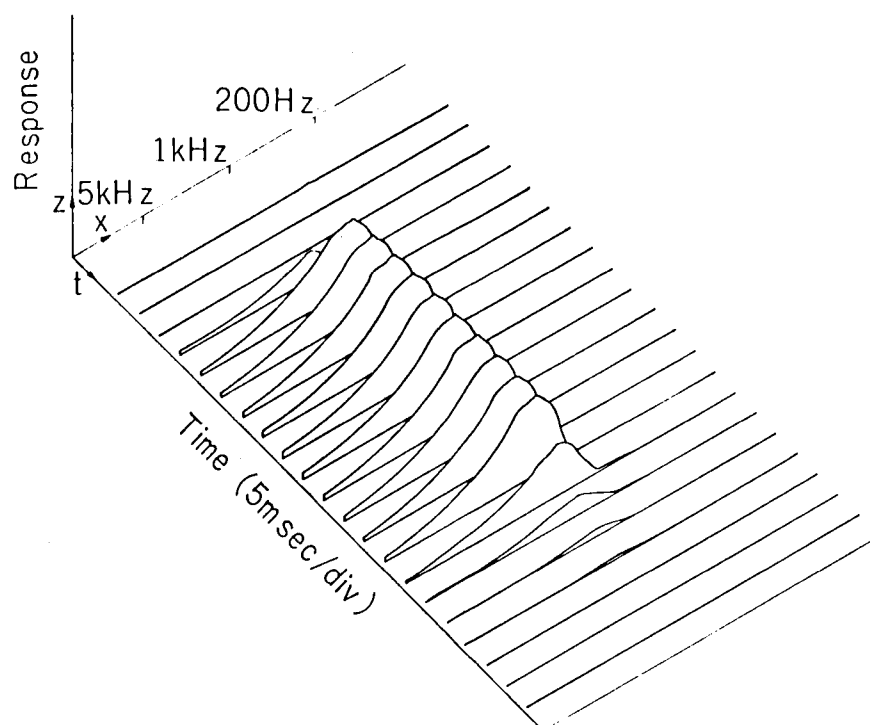
(d) OFF形ニューロンの応答



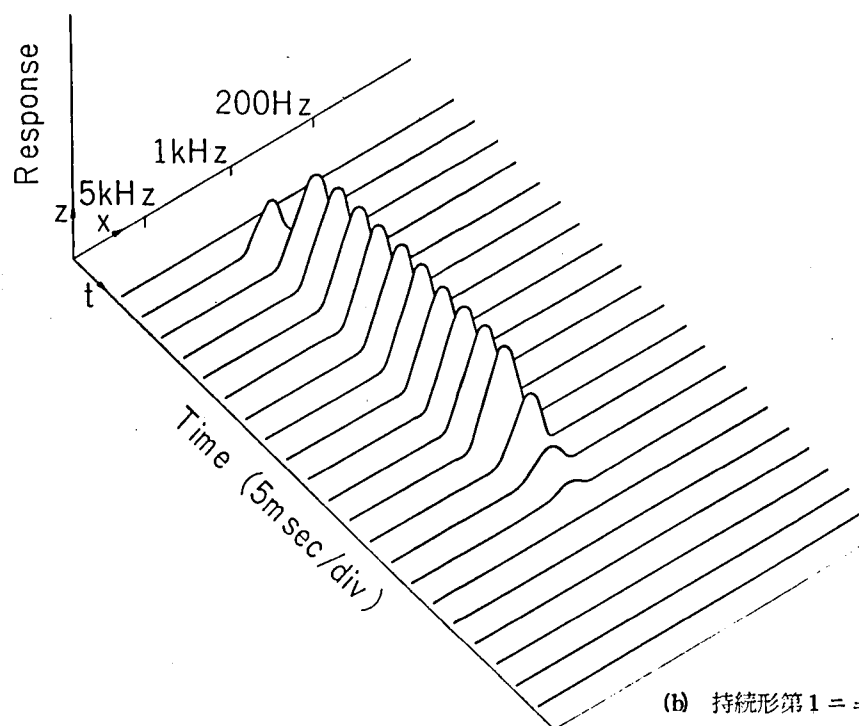
(e) OFF形ニューロンの応答

0 20 40 60 80 100  
(msec)

図 5.9 1 kHz 50 msec 音信号に対する各層の単一ニューロン (x: 1.6 cm, 特徴周波数: 1 kHz) の応答。横軸は時間を 1 msec サンプルングであらわす。



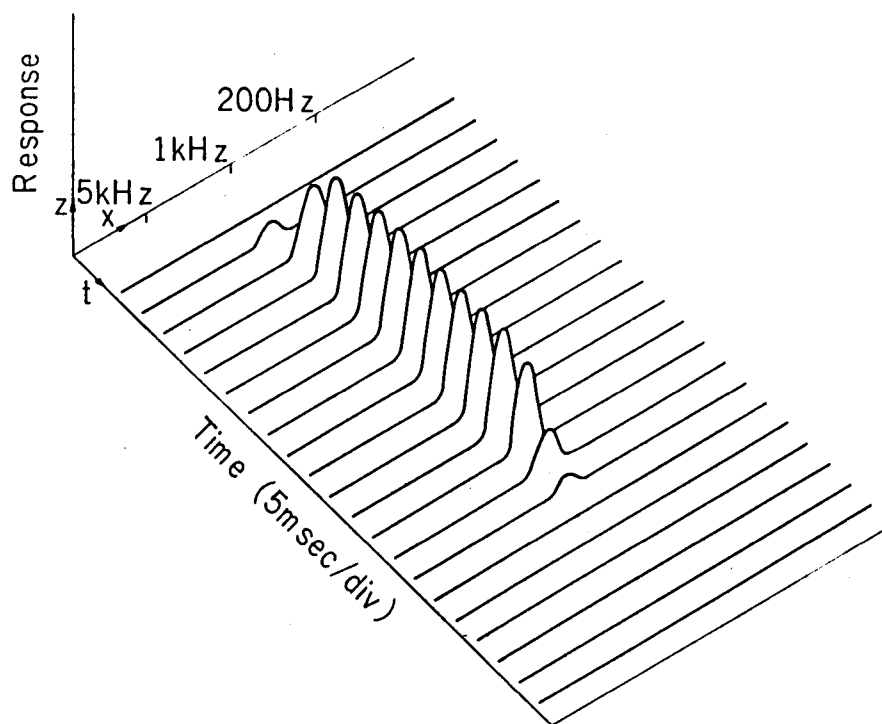
(a) 有毛細胞層



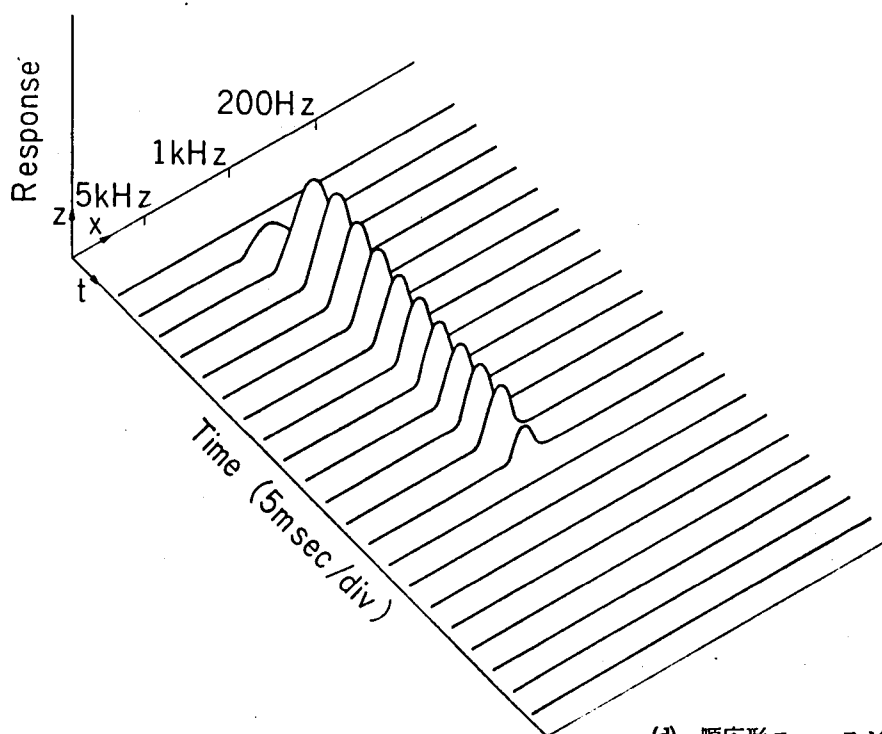
(b) 持続形第1ニューロン層

**x軸**: 各層上の位置, あるいは各位置の特性周波数,  
**t軸**: 時間 (1区分 5msec), **z軸**: 応答の大きさ

図 510 1kHz, 約 50msec の入力音刺激に対する各層の応答の時空間パターン



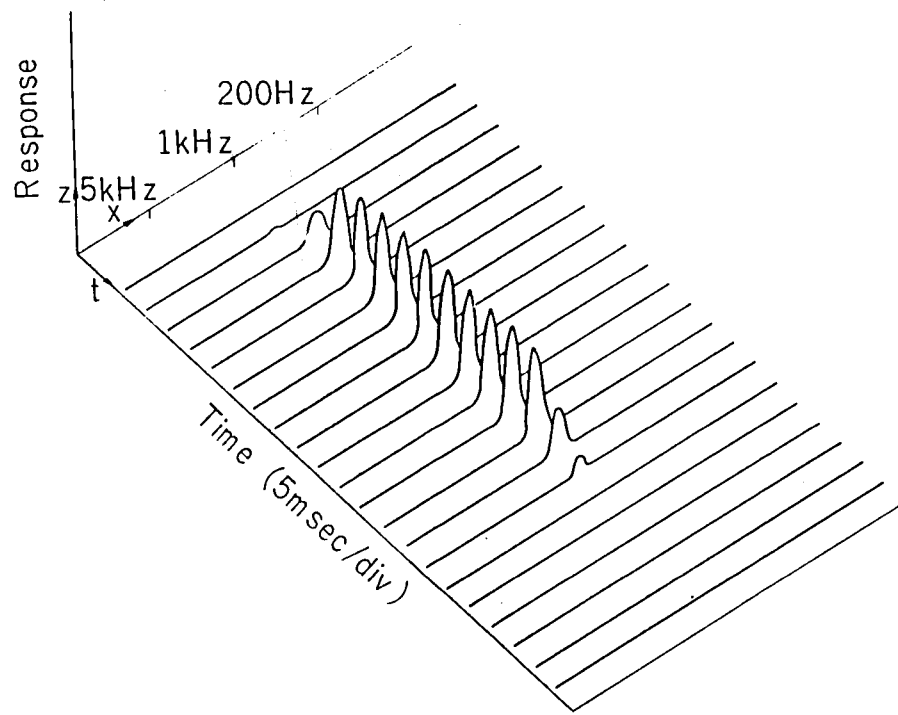
(c) 持続形第2ニューロン層



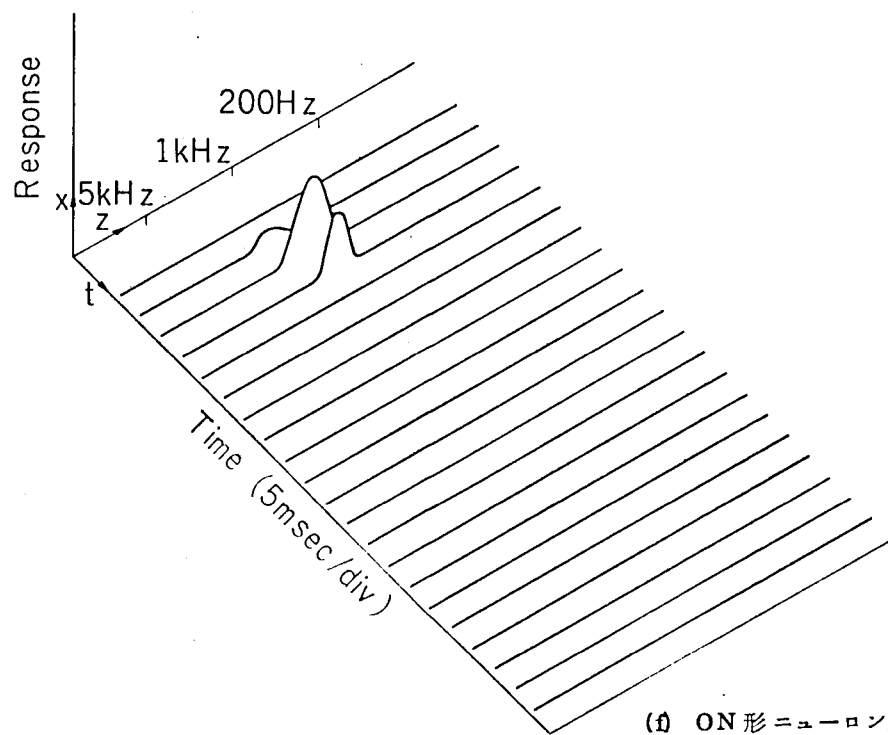
(d) 順応形ニューロン層

x軸：各層上の位置，あるいは各位置の特徴周波数，  
t軸：時間（1区分5 msec），z軸：応答の大きさ

図 5.10 1 kHz, 約 50 msec の入力音刺激に対する各層の応答の時空間パターン



(e) 持続形第3ニューロン層

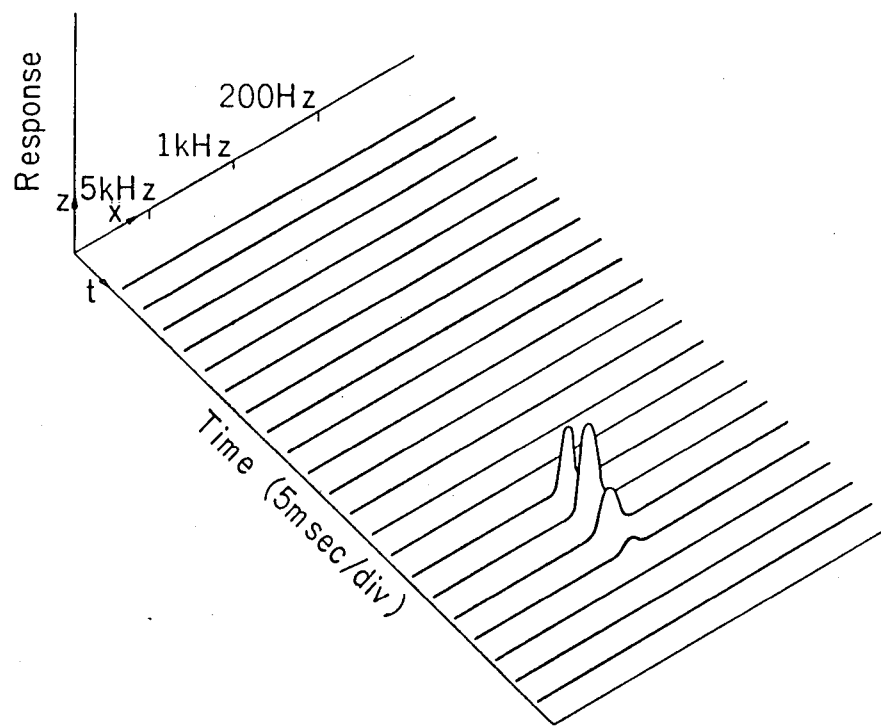


(f) ON形ニューロン層

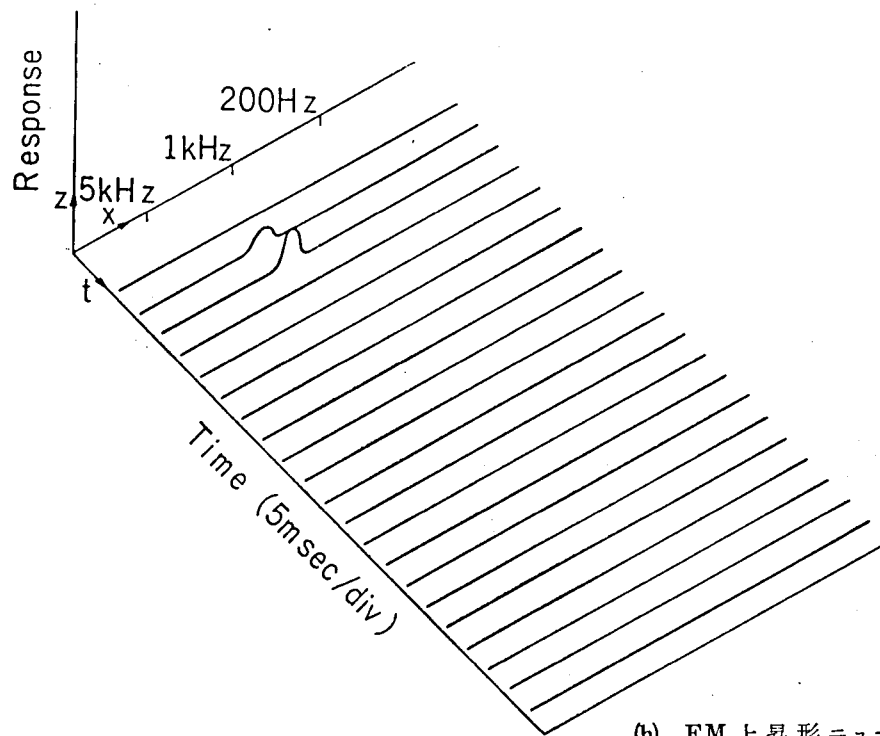
x軸：各層上の位置，あるいは各位置の特徴周波数，  
t軸：時間（1区分5msec），z軸：応答の大きさ

図 5.10 1kHz，約50msecの入力音刺激に対する各層の応答の時空間パターン





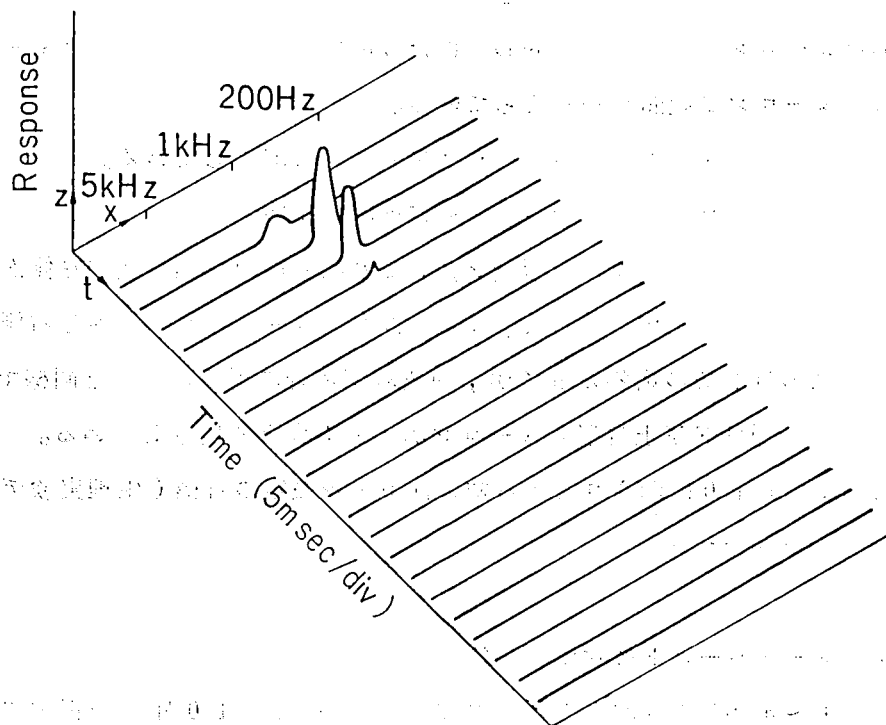
(g) OFF 形ニューロン層



(h) FM 上昇形ニューロン層

x 軸：各層上の位置，あるいは各位置の特徴周波数，  
t 軸：時間（1区分 5msec），z 軸：応答の大きさ

図 5.10 1 kHz，約 50msec の入力音刺激に対する各層の応答の時空間パターン



(i) FM下降形ニューロン層

x軸：各層上の位置，あるいは各位置の特徴周波数，  
t軸：時間（1区分5msec），z軸：応答の大きさ

図 5.10 1kHz，約50msecの入力音刺激に対する各層の応答の時空間パターン

間パターンはシャープニングされておらず，持続形第3ニューロン層に比べて応答するニューロンの範囲は広い。このことは「順応の早い応答を示すニューロン（ON形）の応答野は広いが，持続形ニューロンの応答野は狭い」<sup>{5-14}</sup>という生理実験データにも一致する。

OFF形ニューロン層：音信号のおわりにだけ応答している。ON形ニューロン層と比べると応答するニューロンの範囲は狭くなっている。

FM上昇形ニューロン層：音信号のはじめにわずかに応答している。

FM下降形ニューロン層：音信号のはじめに応答している。

応答はFM上昇形ニューロン層よりも大きい，これは基底膜の進行波が左側から右側に進行し，したがって順応形ニューロン層上では，はじめ左側のニューロンが応答し右側のニューロンに応答が移る。このはじめの応答の様子が，周波数下降音に対する応答と同様であるから，FM下降形ニューロン層はFM上昇形ニューロン層よりも大きく応答している。

以上図5.9，図5.10に示されている結果はモデル設定の目標（生理実験データの再現）を達成していることがわかる。

## (2) FM音トーンバーストに対する応答

つぎに，約1～4 kHzの周波数（中心周波数2.5 kHz）を10 Hzの正弦波で周波数変調した約250 msecのトーンバーストをモデルに加えた。

### 1) 時間パターン表示

図の生理実験データと対応させるために，各層の特徴周波数約3 kHz（ $x = 10$  mm）のニューロンの応答の時間パターンを図5.11に示す。図5.11(a)を除いては縦軸，横軸ともに図5.9の場合と同様である。以下，同図に示された各種の応答について説明する。図5.11(a)は音信号の周波数変化を示す。縦軸は図5.2の場合と同じく，周波数をリニア目盛で示している。

持続形第1ニューロン層：図5.11(b)に示されているように音信号の周波数が応答野に入っている時に応答し，周波数の上昇，下降に対して応答の大きさは変わらない。図5.2の生理実験データと同様の傾向を示す。

順応形ニューロン層：図5.11(c)に示されているように持続形と同様に周波数の上昇，下降に対する応答の大きさの差はない。一次ニューロンに比べて応答野の狭くなっていることがわかる。

持続形第3ニューロン層：2次ニューロンに比べてさらに応答野が狭くなっていることがわかる（図5.11(d)）。

FM上昇形ニューロン層：周波数の上昇時のみに応答している（図5.11(e)）。

FM下降形ニューロン層：周波数の下降時のみに応答している（図5.11(f)）。図5.3の生理実験データと同様の傾向を示す。

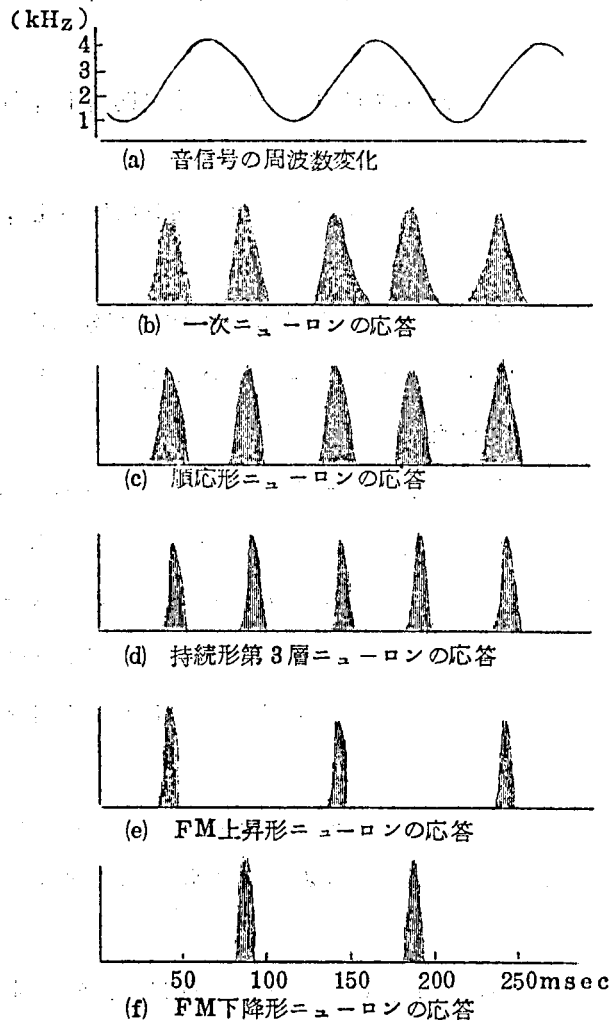


図 5.1.1 周波数変化音に対する各層ニューロン ( $x$ : 1.0 cm, 特徴周波数: 3 kHz) の応答  
横軸は時間を 1 msec サンプルングであらわす。

## 2) 時空間パターン表示

図 5.1.2 に時空間パターンを表示する。 $t$  軸は図 5.1.0 の場合より密に区分されているが、図 5.1.0 と同様に 1 区分は 5 msec である。各層の応答の特徴は次のように整理される。

有毛細胞層：周波数の変化にしたがって、瞬時周波数の高いときは最大興奮点は左へ、低いときは右へ移動している（図省略）。

持続形第 1 ニューロン層：有毛細胞の応答がシャープニングされている。

持続形第 2 ニューロン層：さらにシャープニングされている。

順応形ニューロン層：持続形第 1 ニューロン層の応答がシャープニングされているが、周波数に変化しているので順応現象は顕著には現われず、持続形第 2 ニューロン層に比べてシャープニングの程度も少ない。

持続形第 3 ニューロン層：持続形第 2 ニューロン層の応答がさらにシャープニングされている。

持続形ニューロン層の特徴として、単一ニューロンは周波数の上昇時にも下降時にも同様に応答している。

ON形ニューロン層：音信号のはじめおよび周波数変化の速い部分に応答し、遅い部分には応答していない。

OFF形ニューロン層：音信号のおわりおよび周波数変化の速い部分に応答し、遅い部分には応答していない。

FM上昇形ニューロン層：音信号のはじめと周波数の上昇方向の変化部分に応答している。

FM下降形ニューロン層：音信号のはじめと周波数の下降方向の変化部分に応答している。

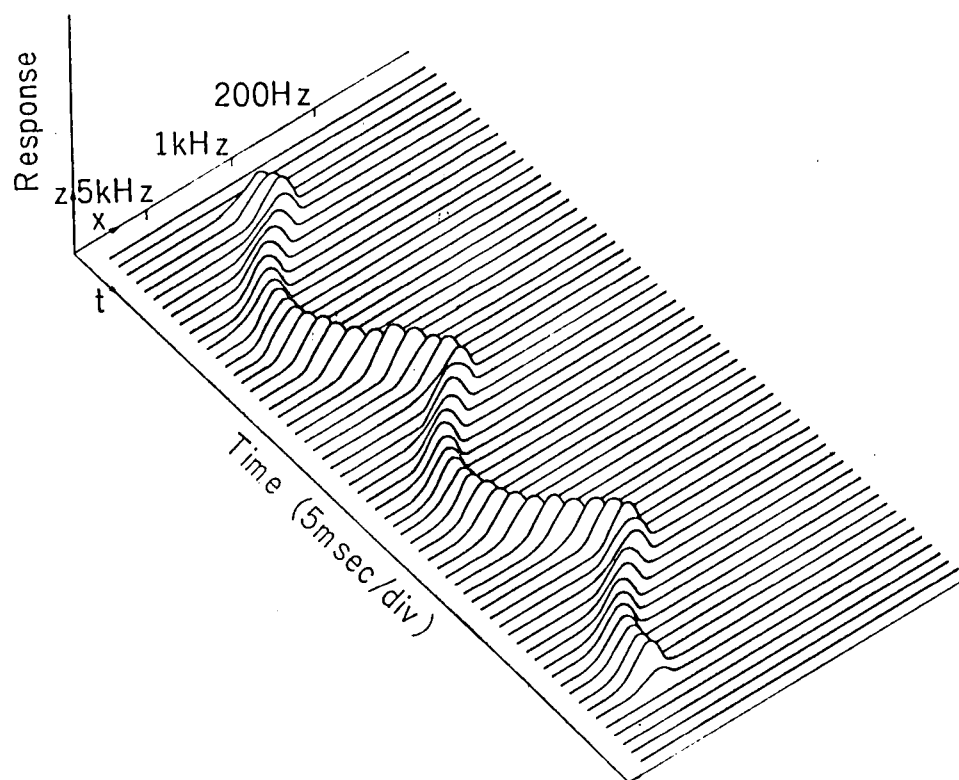
FMSニューロン層：この層は5.3.7で述べたように上昇形、下降形ともに三通りの構成法により計算を行った。FMA-FMD（上昇形）、FMD-FMA（下降形）の構成法で計算されたニューロン層は、図5.12(g), (h)からほぼON応答を取り除いた形として実現されている。

ON-FMD（上昇形）、ON-FMA（下降形）の構成法で計算されたニューロン層においては、応答の継続時間がやや短くなっている。また下降形ニューロン層ではわずかにON応答が残っているが、これは図5.12(g)のFM上昇形ニューロン層のON応答が小さいからである。

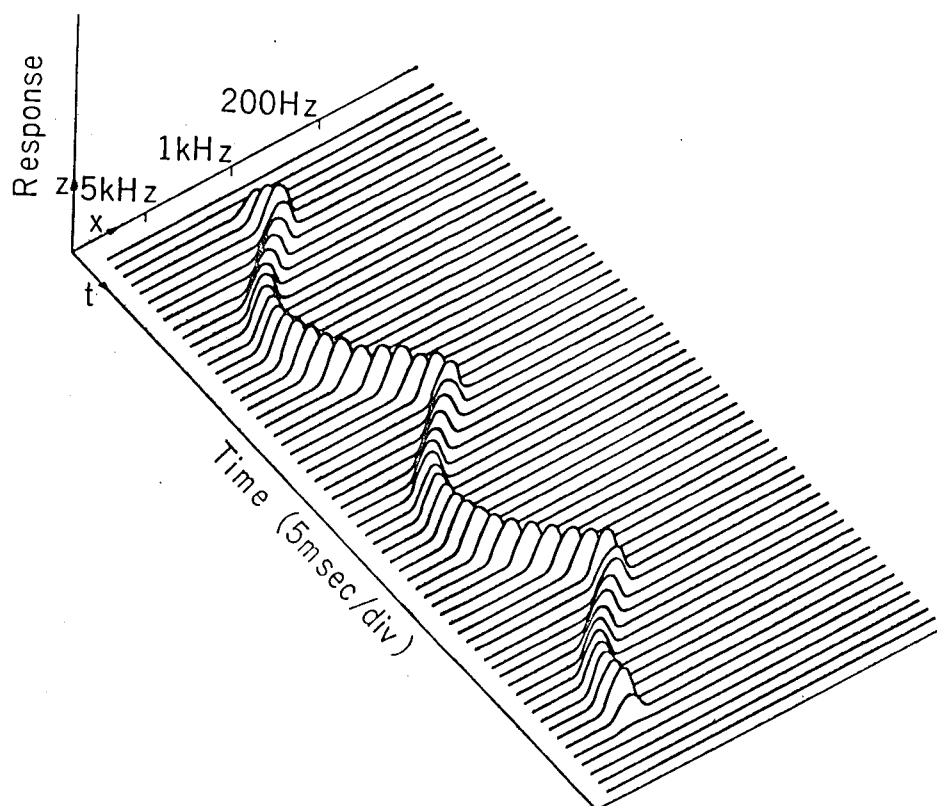
FMA-FMA'（上昇形）、FMD-FMD'（下降形）の構成法で計算されたニューロン層においては、応答の継続時間が非常に短くなっているが周波数の一方向変化にのみ応答している。

以上、図5.11、図5.12に示されている結果は、やはりモデル設定の目標を達成していることがわかる。

なお、表5.1におけるH形、L形のニューロン層をモデルにより実現し、図(o), (p)に示した。生理実験結果によれば、もともとOFF形のニューロンは少ないので、H形、L形のニューロンはまだ報告されていないが、モデルの結果は存在の可能性のあることを示している。

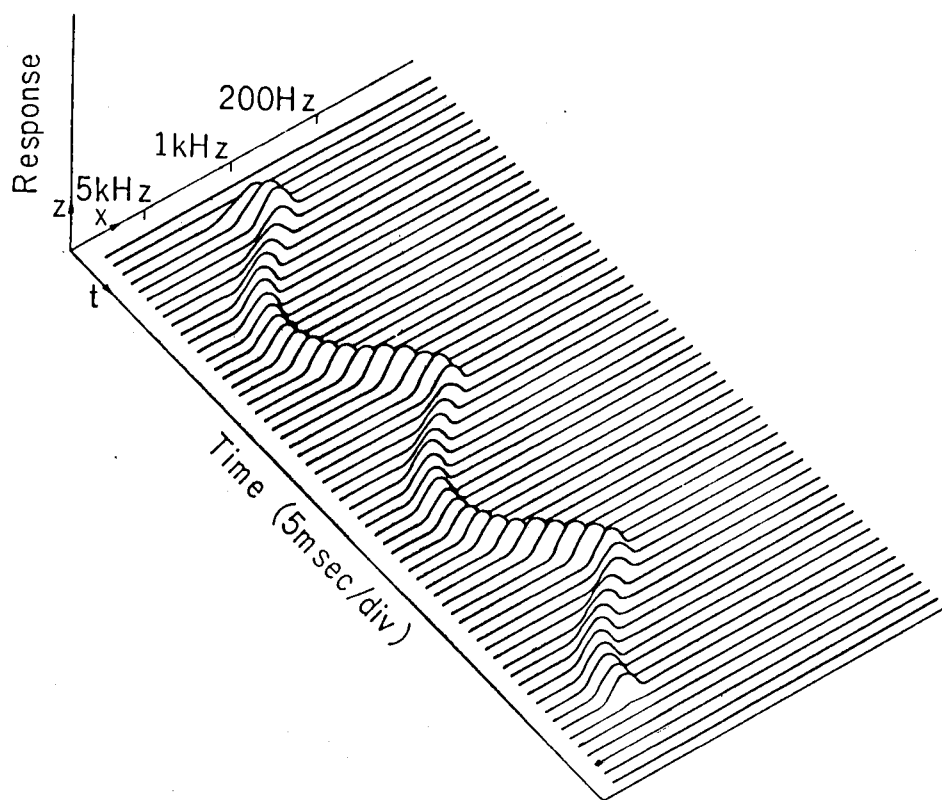


(a) 持続形第1ニューロン層

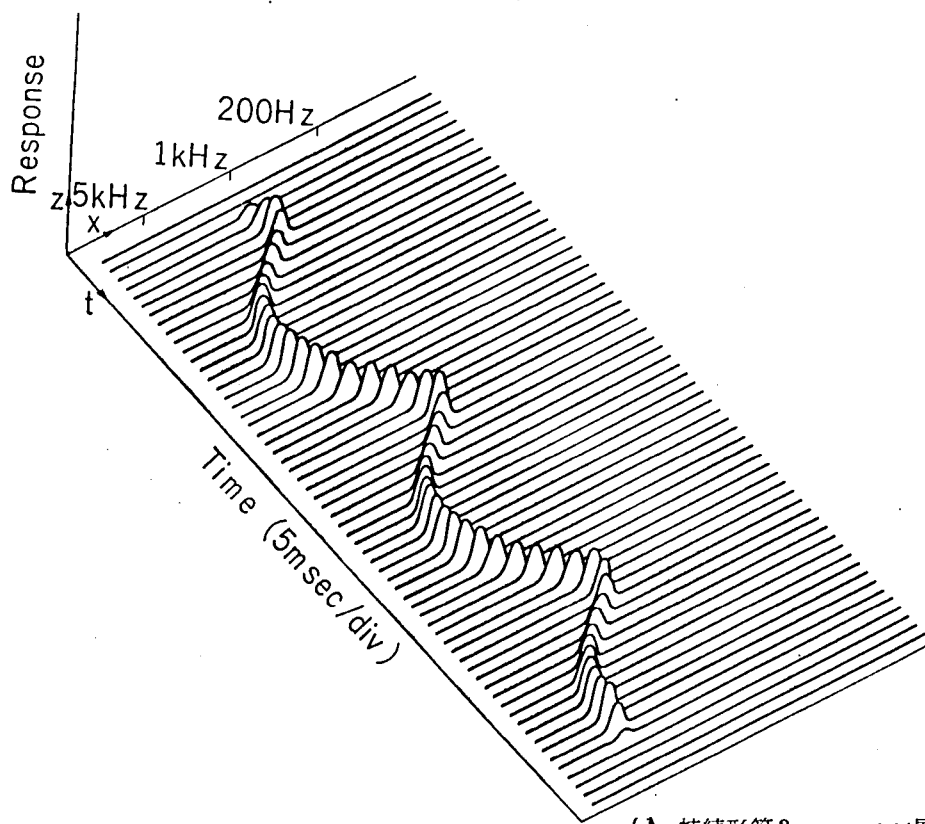


(b) 持続形第2ニューロン層

図 5.1.2 周波数変化音(周波数変化範囲1~4kHz, 10Hz変調, 継続時間約250msec)に対する各層の応答の時空間パターン

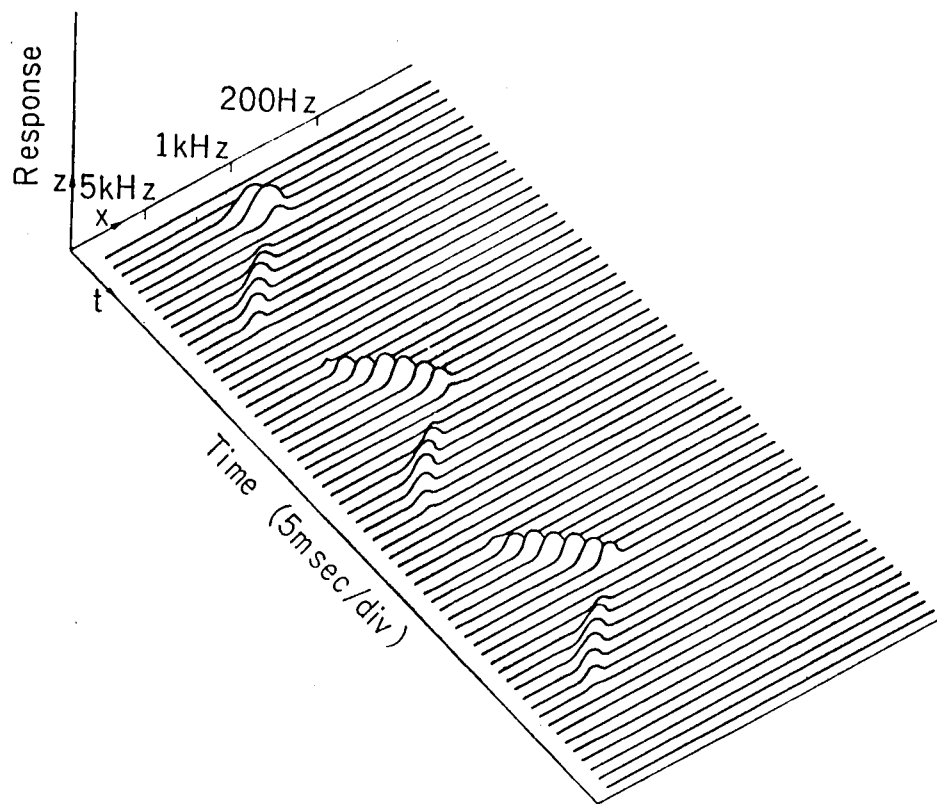


(c) 順応形ニューロン層

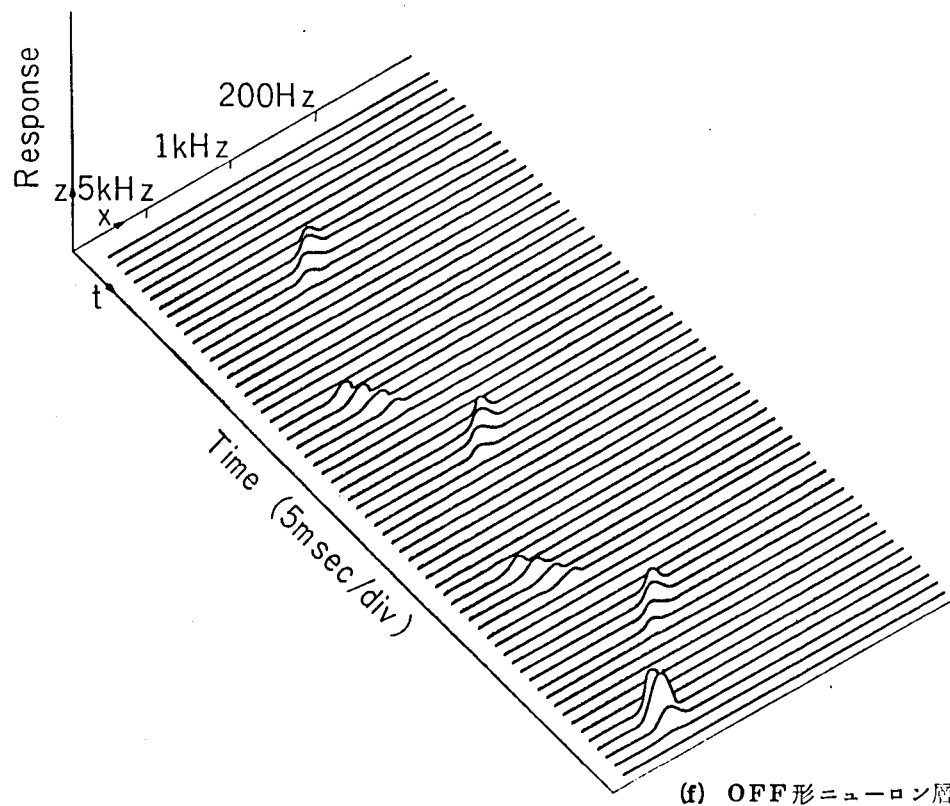


(d) 持続形第3ニューロン層

図 5.1.2 周波数変化音(周波数変化範囲 1~4kHz, 10Hz 変調, 継続時間約 250msec) に対する各層の応答の時空間パターン



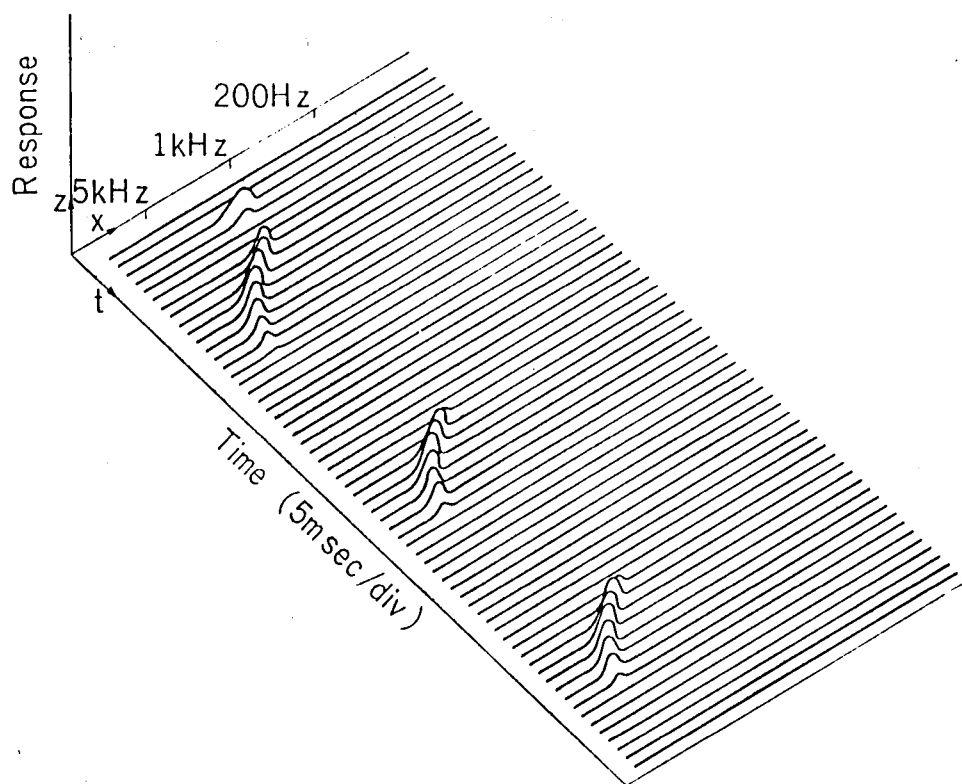
(e) ON形ニューロン層



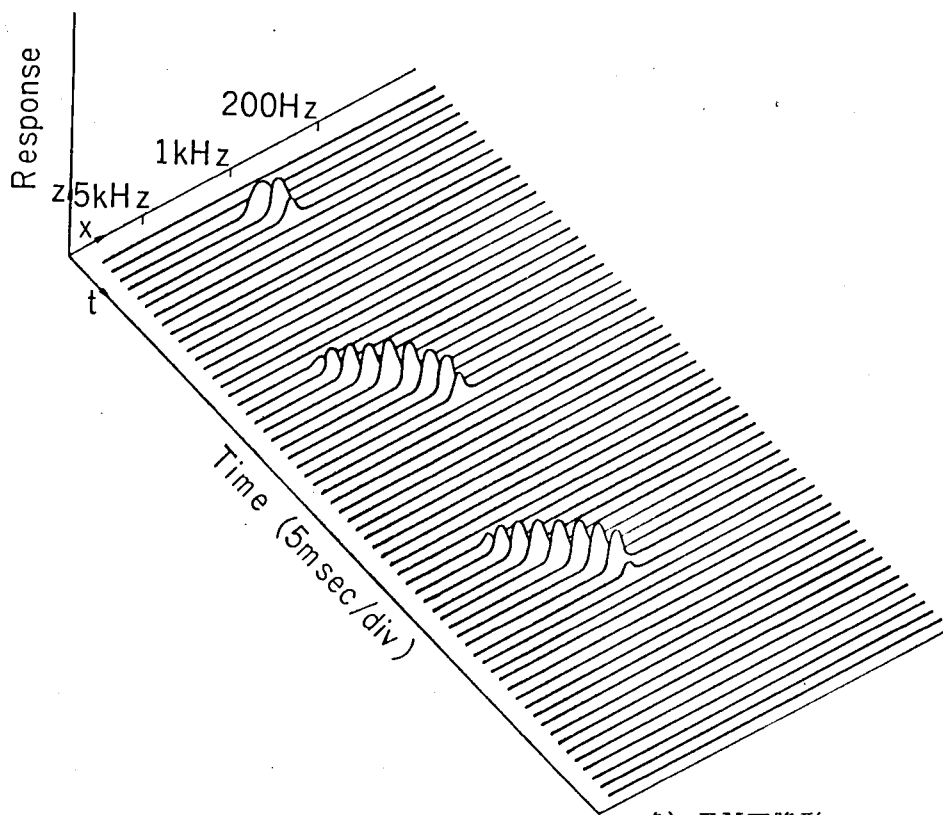
(f) OFF形ニューロン層

図 5.12 周波数変化音(周波数変化範囲1~4kHz, 10Hz変調, 継続時間約250msec)に対する各層の応答の時空間パターン



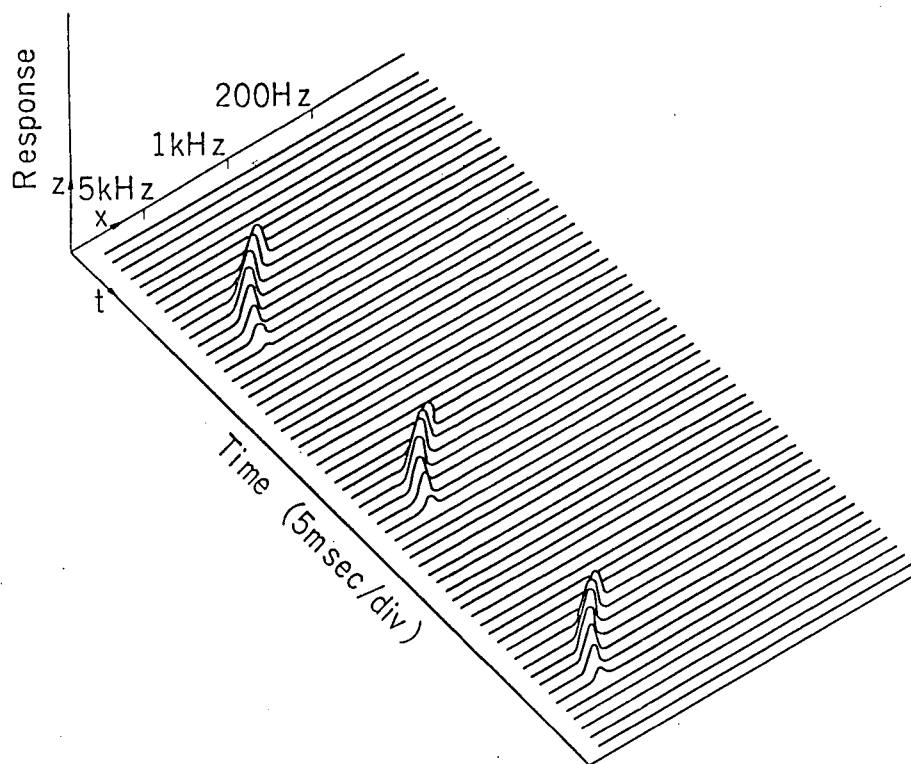


(g) FM 上昇形ニューロン層

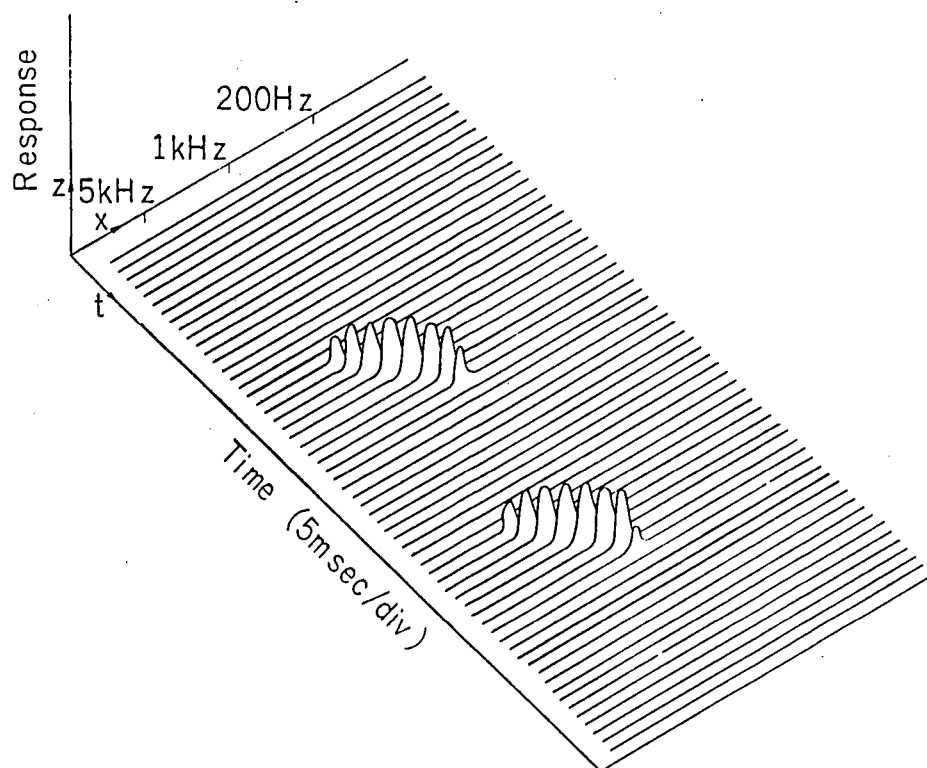


(h) FM 下降形ニューロン層

図 5.12 周波数変化音(周波数変化範囲 1~4 kHz, 10Hz 変調, 継続時間約 250msec) に対する各層の応答の時空間パターン

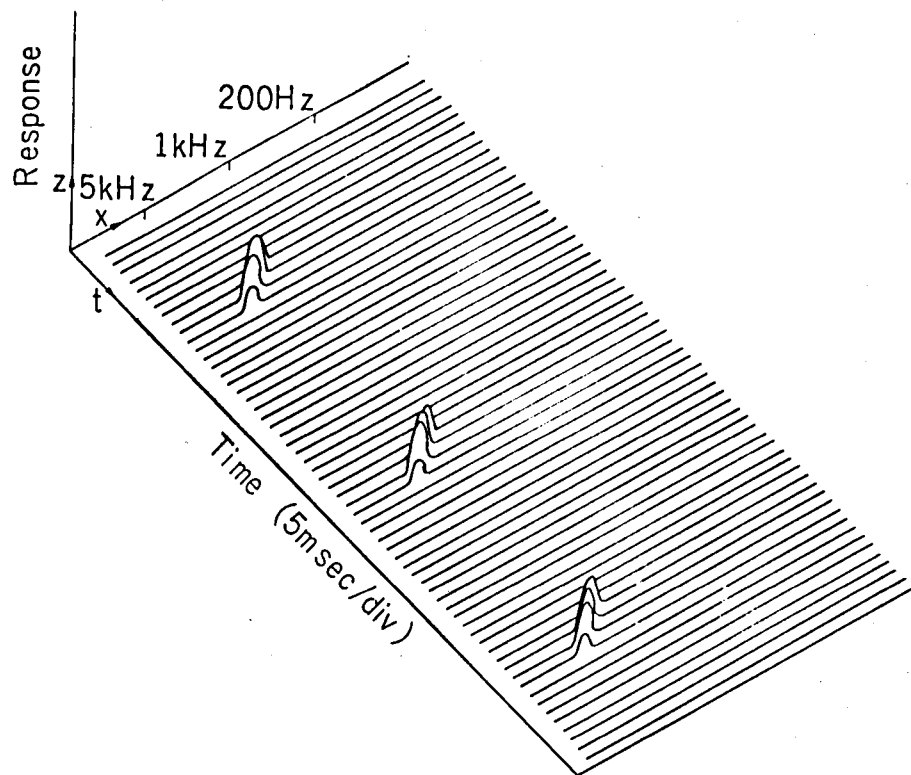


(i) FMS上昇形 (FMA-FMD) ニューロン層

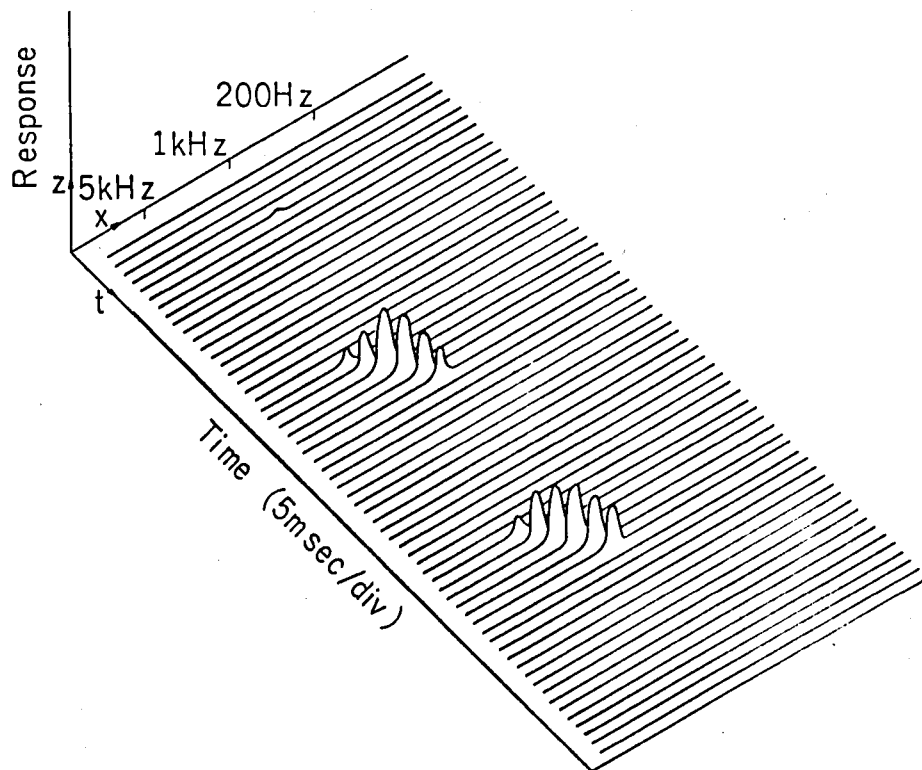


(j) FMS下降形 (FMD-FMA) ニューロン層

図 5.1.2 周波数変化音(周波数変化範囲 1~4kHz, 10Hz 変調, 継続時間約 250msec) に対する各層の応答の時空間パターン

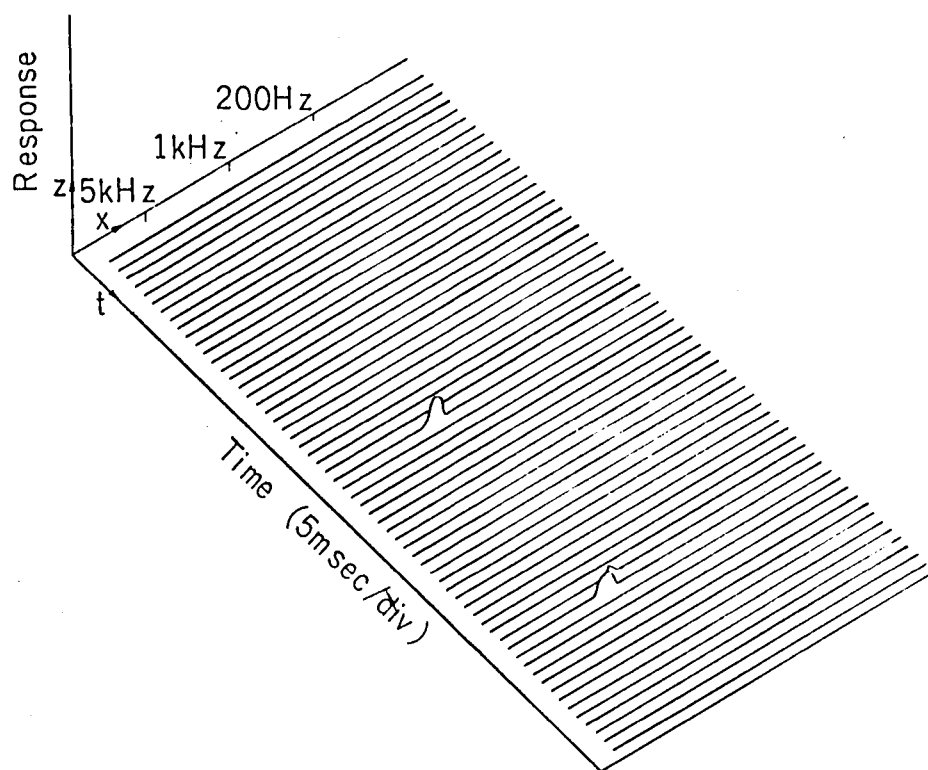


(k) FMS上昇形 (ON-FMD) ニューロン層

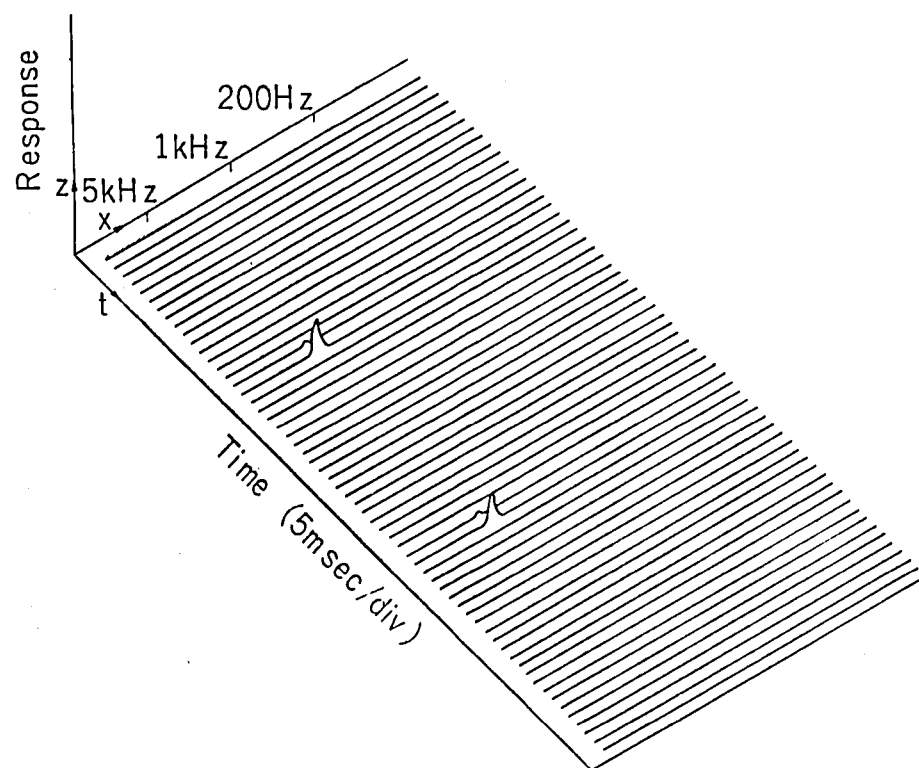


(l) FMS下降形 (ON-FMA) ニューロン層

図 5.12 周波数変化音 (周波数変化範囲 1~4kHz, 10Hz 変調, 継続時間約 250msec) に対する各層の応答の時空間パターン

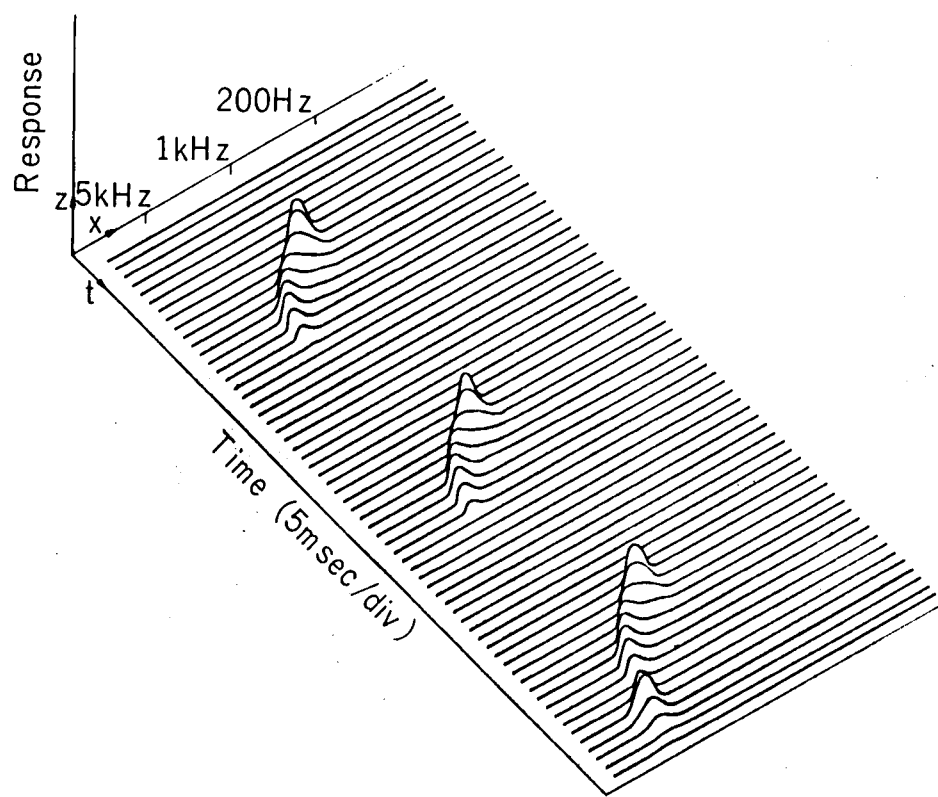


(m) FMS上昇形 (FMA-FMA') ニューロン層

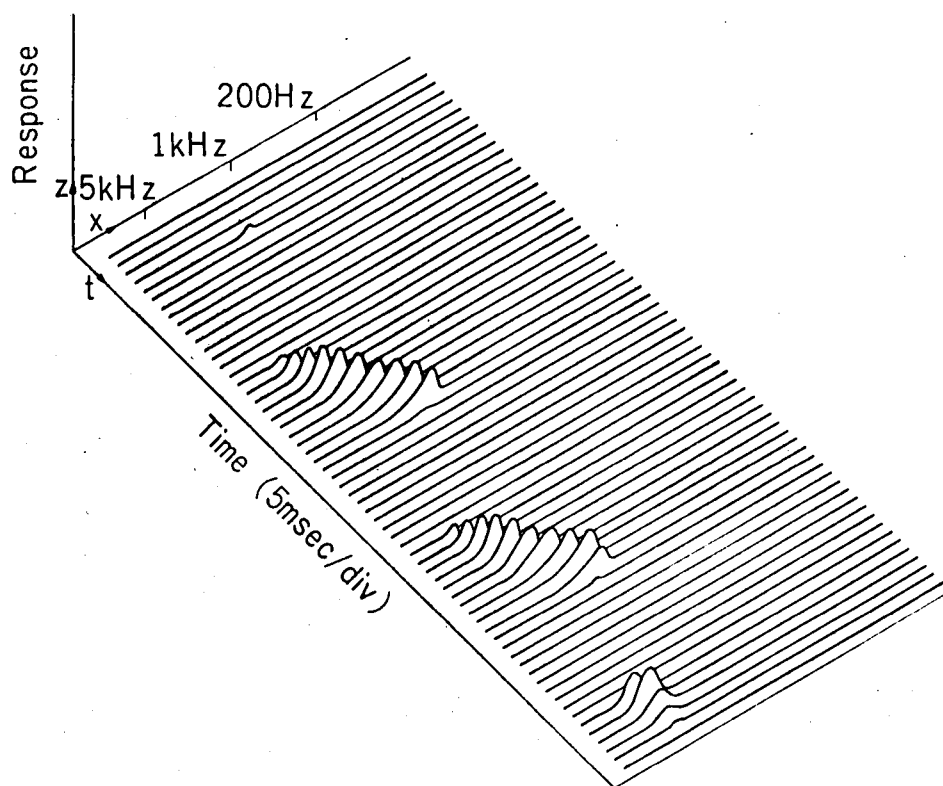


(n) FMS下降形 (FMD-FMD') ニューロン層

図 5.12 周波数変化音 (周波数変化範囲 1~4 kHz, 10 Hz 変調, 継続時間約 250msec) に対する各層の応答の時空調パターン



(a) FM下降形(OFF)＝ユ－ロン層



(b) FM下降(OFF)＝ユ－ロン層

図 5.12 周波数変化音（周波数変化範囲 1～4 kHz, 10Hz 変調, 継続時間約 250 msec）に対する各層の応答の時空間パターン

### (3) 単一正弦波トーンバーストに対する応答(2)

(1)において、1 kHz の音信号に対しては、有毛細胞の応答はほぼ完全に平滑され、同期性は失われている。

一方、前述したように、低周波入力に対してはニューロンは波形にほぼ同期してパルスを出し、音刺激のピッチを時間的な情報として伝送している。

そこでモデルに低周波音信号の例として 200 Hz、約 50 msec (rise, fall time 各 5 msec) の正弦波音信号を加え、各ニューロン層の応答を調べた。

図 5.1.3 は各層の特徴周波数 200 Hz ( $\alpha = 2.6$  mm) のニューロンの応答の時間パターンを示す。横軸は時間をあらわし、1 msec サンプリングで示している。以下、同図に示した各種応答について説明する。

持続形ニューロン層：図 5.1.3 (a) は二次ニューロン、図 5.1.3 (b) は三次ニューロンの例であるが、波形に対応して 5 msec ごとに応答は大きくなり、ピッチの情報を伝送していることがわかる。なお音信号周波数が 1 kHz のときは同期性はみられなかった (図 5.9 参照)。

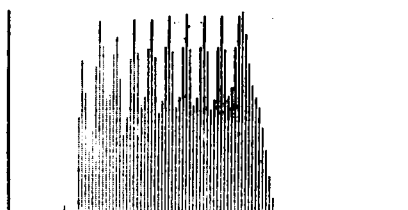
順応形ニューロン層：順応現象はあらわれているが、やはり 5 msec ごとに応答のピークがあり、入力波形との同期性は保たれている。

ON 形ニューロン層：音信号のはじめのみ応答し、同期性はみられない。

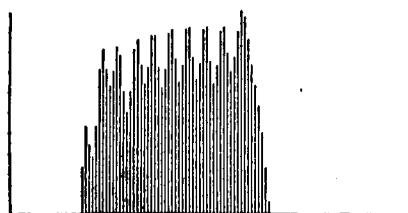
OFF 形ニューロン層：音信号のおわりにのみ応答し、同期性はやはりみられない。

なお、FM 上昇形ニューロン層、FM 下降形ニューロン層のニューロンはこの音信号に対し ON 応答を示す。

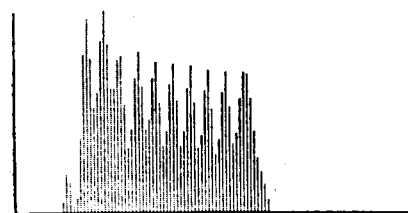
以上、このモデルにおいても、二次ニューロンの段階までは音信号波形と応答の同期性が保たれ、三次ニューロンでは持続形ニューロンにおいてのみ同期性が保たれていることを示した。



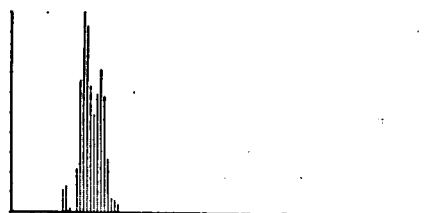
(a) 持続形第2層ニューロンの応答



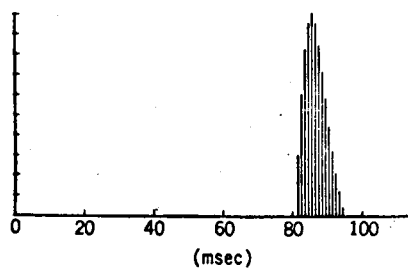
(b) 持続形第3層ニューロンの応答



(c) 順応形ニューロンの応答



(d) ON形ニューロンの応答



(e) OFF形ニューロンの応答

図 5.13 200Hz, 約50msec の入力音信号に対する各層ニューロン (x: 2.6 cm, 特徴周波数200Hz) の応答  
横軸は時間を1msec サンプルングであらわす。

#### (4) 振幅変化音に対する応答

つぎにON形ニューロン, OFF形ニューロンは音のはじめあるいはおわりのみに応答するが, 振幅の変化に対してどのような応答をするかについて調べた。

一例として, 図5.1.4(a)のような包絡線をもつ1 kHzの音信号をモデルに加えた。横軸は時間で1 msec サンプリングで示している。同図におけるそれぞれの応答について説明する。

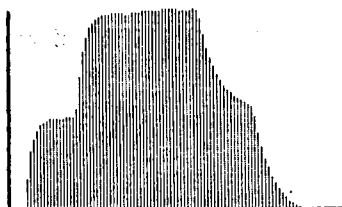
ON形ニューロン層: 音信号のはじめにのみでなく, 音信号の振幅の正方向の変化にも応答している。

OFF形ニューロン層: 音信号のおわりにのみでなく, 音信号の振幅の負方向の変化にも応答している。

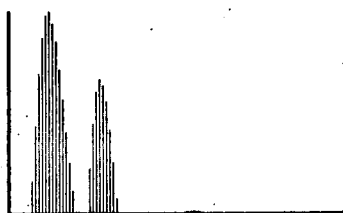
以上, ON形およびOFF形ニューロンは音の振幅変化をも検出していることがわかる。



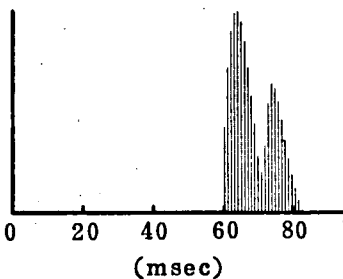
(a) 音信号の包絡線



(b) 有毛細胞の応答



(c) ON形ニューロンの応答



(d) OFF形ニューロンの応答

図5.1.4. 1 kHzの振幅変化音に対する有毛細胞および各層ニューロン (x: 1.6 cm, 特徴周波数: 1 kHz) の応答



## 5.6 知覚心理現象との関連性

前節で計算した結果は、5.1で述べた生理実験データとよく合った結果を示している。

さて知覚心理現象は種々の生理現象の結果生じるものであろう。そこでこの節では、いくつかの知覚心理現象をとり上げて生理現象と対応づけ、この章で構成したモデルにおいてはどのようにこれらの現象を説明できるかについて討論する。

### (1) 時間マスキング効果

3.5.3において信号音と妨害音が同時に存在する場合のいわゆる同時マスキングは末梢系においてすでにその原因が生じていることを予測し、さらに生理学的な裏づけを行った。

ここでは信号音が妨害音と時間的に離れている場合に生じる時間マスキング効果 (temporal masking effect) をとり上げ、この章で構成したモデルは時間マスキングを生ぜしめる可能性をもっているかどうかについて考察する。

時間マスキング効果は二種に分類され、図5.15(a)に示されるように信号音が妨害音より後から提示される場合に生じる順行性マスキング (forward masking) および図5.15(b)に示されるような逆行性マスキング (backward masking) がある。これらは時間軸上の干渉によって起る効果であるから、末梢系にのみ起因するものでなく、かなり上位の段階に起因すると考えられる。

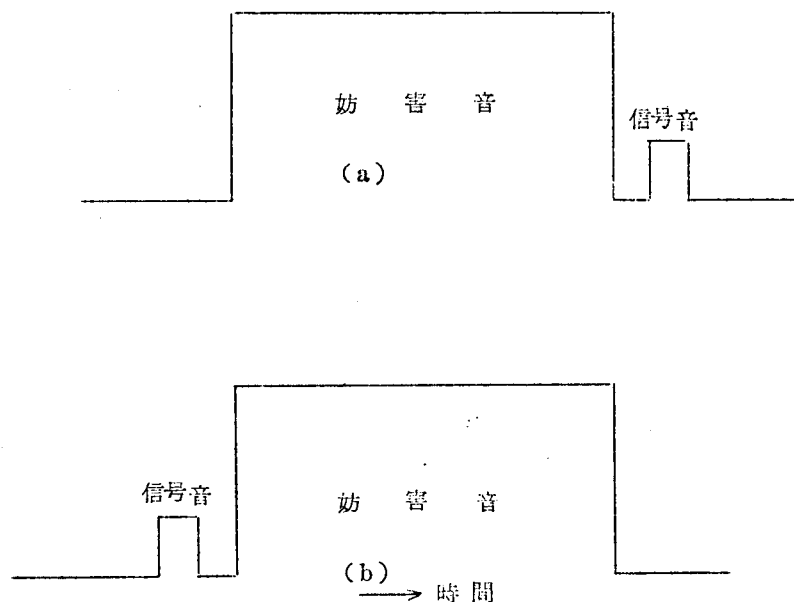


図 5.15 時間マスキング効果の生じる音信号系列の例

さて心理的にマスキング効果が生じているということは生理学的に解釈すれば、信号音に対するニューロンの応答が妨害音の存在のために抑制されるかあるいは信号音に対する応答が妨害音に対する応答の中に埋没してしまって区別ができなくなることであろう。

そこで順行性マスキング、逆行性マスキングを生ぜしめるような音信号系列それぞれに対して、ON形ニューロン、OFF形ニューロンおよび持続形ニューロンそれぞれの中で時間マスキングがどのように生じるかについて考察する。

### 1) 順行性マスキング

ON形ニューロンは図5.5(b)に示されるように音信号が終ったときに大きな負の電位(IPSP)を生じる。したがって図5.15(a)に示すように妨害音の直後にレベルの低い信号音があってもその信号に対する正の電位(EPSP)は妨害音に対するIPSPに比べて小さく、EPSPとIPSPの和であるPSPは負となり、ニューロンは信号音に対して応答しない可能性も考えられる。

一方、OFF形ニューロンは妨害音に対しては音信号のおわりに大きなEPSPを生じる(図5.5(d))。レベルの低い信号音に対するEPSPは妨害音に対するEPSPに比べて小さいから、妨害音と信号音の時間間隔が短かければ妨害音のEPSPの中に埋没して信号音の応答だけ区別することはできなくなる。

また持続形ニューロンにおいては図5.5(c)から、順行性マスキングは生じにくいと考えられる。しかし上位の神経系においては、持続形ニューロンの数は少ないといわれているから、心理的に順行性マスキングが生じることへの影響は大きくはないであろう。

### 2) 逆行性マスキング

信号音が妨害者よりも時間的に先行する場合のマスキング効果であって一見因果律に反するように見える。逆行性マスキングが生じるためには信号音に対する応答に時間遅れが生じ、妨害者に対する応答の中に埋没されるような形になることが必要であろう。

ON形ニューロン、持続形ニューロンのいずれの場合にもEPSPの立上りはシナプスの一次遅れ特性のためになだらかであり(図5.5(b),(c)参照)、ニューロンに正のしきい値を設定すればニューロンの応答は高次のニューロンになるほど音信号印加時からの時間遅れ(潜時と呼ぶ)をもたせることができる。この潜時は音信号のレベルが小さくなるほど大きくなることが予測され、<sup>(5-15)</sup> 生理実験<sup>(5-16)</sup>によっても確認されている。したがって信号音のレベルが妨害音のレベルに比較して十分小さければ、信号音に対する応答の潜時は妨害音に対する応答の潜時に比べて大きくなり、信号音に対する応答は妨害音に対する応答の中に埋没することが可能である。

OFF形ニューロンの場合には、OFF形ニューロンの前段階にある持続形ニューロンにより、レベルの小さい信号音に対する応答の潜時は大きくなり妨害音に対する応答と時間的に近づき、さらに図5.5(d)から予測されるように信号音に対するEPSPが妨害音に対するIPSP

Pのために打ち消され信号音に対する応答が消失する可能性が考えられる。

以上のように時間マスキングは、モデルのもつ性質であるシナプスに対応する一次遅れ要素としきい値素子との縦属接続によって生じる応答の潜時と、抑制性シナプスによるIPSPの発生により説明することができる。

## (2) 聴覚におけるマツハ効果

視覚系においては心理的にマツハ効果の生じることが知られている。この効果は白から黒にコントラストの急激に変化する視覚刺激を見るとその境界部分のコントラストが強調されて見える効果である。

聴覚系におけるマツハ効果は最近 Carterette <sup>(5-17)</sup> によって調べられた。

彼らは100 Hzあるいは200 Hzの間平坦な通過帯域幅をもつ急峻なカットオフ特性の狭帯域雑音による純音のマスキング曲線を測定した。その結果、通過帯域の境界附近の周波数のマスキング量が、増大する傾向のあることを見出した。この効果を生理学的に解釈すれば、特徴周波数が通過帯域の境界附近の周波数に対応するニューロンの活動が大きくなっていると考えられる。

このような効果は側抑制回路の存在することを示唆している。

前項の時間マスキングにおける抑制回路は、必ずしも側抑制の必要なく自己抑制で十分であったが、マツハ効果を説明するためには側抑制が必要である。

以上二つの心理実験データからも、モデルのもっている最も重要な性質である側抑制回路による空間的加重、シナプスによる時間的加重の必要性が示唆される。

## 5.7 側抑制機構の存在に関する薬理学的研究

有毛細胞と一次ニューロン間における側抑制機構の組織学的可能性は3.6で論じたので、ここでは二次ニューロン以上の段階について側抑制機構の存在の正当性について検討する。

蝸牛神経核ニューロンの二音抑制現象は側抑制回路によるものと考えられるが組織学的な証拠はなく、また中脳下丘以上の上位ニューロンの多くは過渡応答性をもっていることが知られているがこれらの性質を生ぜしめるメカニズムは明らかでなかった。

この研究においてはニューロン各層間に側抑制回路網の存在を仮定することによって、そのメカニズムを説明した。

この仮定の正当性に関連した生理学的研究として、最近渡辺らは<sup>(5-19), (5-20)</sup> 蝸牛神経核および下丘のニューロンの応答を、抑制シナプスの作用をおさえることのできるピクロトキシン

ンという薬物をニューロンの近傍に注入して、記録した。その結果、蝸牛神経核ニューロンでは二音抑制現象がかなり弱まっていることが観測された。

完全に脱抑制されていないのは、一次ニューロンの段階ですでにある程度の二音抑制は生じ、この効果が残っているからであろう。

また正弦波トーンバーストに対する下丘のON形ニューロンの応答がピクロトキシンの影響により持続的な応答に変化することが明らかにされた。

これらの実験事実は、聴覚系に側抑制回路の存在することを立証したものだといえよう。

## 5.8 電子回路モデル

この章で述べた計算機シミュレーションによる聴覚神経系のモデルは、氏原・境<sup>(5-21),(5-22)</sup>により電子回路で実現された。

電子回路モデルは48個の有毛細胞モデルより成る有毛細胞層、同じく48個のニューロンモデルから成る一次ニューロン層および二次ニューロン層、さらにそれぞれ24個のニューロンモデルから成るON形ニューロン層、OFF形ニューロン層、FM上昇形ニューロン層およびFM下降形ニューロン層より構成されている。

ハードウェアモデルの利点は、任意の音信号入力に対するニューロンの応答が、容易に観測できることである。

現在、音声入力に対する各ニューロン層の応答を調べる一方、生理実験（東京医科歯科大学）においても対応する実験が行われている。これらの結果を比較することにより、さらにモデルを生体に近づけていくことが可能となり、また音声の特徴が聴覚神経系の中でどのようにして抽出されていくかという問題を解決していく緒口が得られると考えている。

## 5.9 本章のまとめ

(1) 蝸牛神経（一次ニューロン）から間脳内側膝状体までのニューロンを音信号に対する応答の静的特性および動的特性の二面から分類した。

(2) 聴覚系のモデルを、基底膜、有毛細胞、ニューロンなどの素子のモデルを組合わせることにより、基底膜→有毛細胞→らせん神経節→蝸牛神経核→下丘→内側膝状体の径路について構成した。

(3) モデルにおいて各ニューロン層の応答を計算、図示し、定性的には生理実験データと合っていることを確認した。



## 第 6 章 結 言

本論文は聴覚系のもっているすぐれた情報処理機構を学び、同様な機能をもつ装置の開発のための一方法として、生理学の知識を参照し、組織学的にほとんど明らかにされていない聴覚神経回路網の合成（モデル化）を行ったものである。

結論を要約すると次のようになる。すなわち、

- (1) 生理実験により明らかにされている一次ニューロンの応答野の形のせん鋭さおよび多様性、抑制野の存在は、有毛細胞と一次ニューロン間に側抑制メカニズムの存在を仮定することにより説明できた。さらに側抑制メカニズムをもつモデルにより一次ニューロンのマスキングパターンを計算し、生理実験により確認した。またこの側抑制メカニズムの組織学的可能性として、一次ニューロンの神経線維先端の無髄部間の相互干渉によるものと推定した。
- (2) 動的な知覚心理現象である第二次residue効果を説明するために側抑制メカニズムをもつモデルによりresidueピッチが計算され、計算値は心理実験値によく合っていることが確認された。このことは別の面から側抑制メカニズムの存在を支持している。
- (3) 神経生理学において観測されている各部位ニューロンの応答の静的および動的特性を参照して、一次ニューロンより上位の各ニューロン層間についても側抑制回路が存在すると仮定し、基底膜から間脳内側膝状体までの段階に関するニューロン回路網モデルを構成した。さらにこのモデルにおいて仮定した側抑制回路の存在の正当性が、時間マスキング、聴覚におけるマッハ効果などの心理現象および薬理学的な実験事実からほぼ検証された。

さて本研究は、生理、心理、工学の境界領域の分野の研究であるから、工学者にとっては神経生理学および知覚心理学に対する深い理解と知識が必要となるが、単に文献から吸収するのみでは深い理解を得ることが難しく、実体から遊離したモデルを構成する危険性もある。

そこで本研究においては、神経生理学の実験に自ら参加し（3.5.3および5.1.2参照）、また知覚心理実験についても自ら行い（逆行性マスキング効果の追試など）神経生理学と知覚心理学に対する理解を深めることに努めた。

また応用の可能性については、このモデルは生体のいくつかの性質を実現したものであるから、従来の工学装置とは異なった新しい装置を生み出す可能性を含んでいる。たとえば従来の騒音計、ラウドネス指示計等は、おそらくON形ニューロンの存在に起因するラウドネ

スの動特性（同振幅であっても断続音が持続音よりもラウドネスが大きくなる現象など）を考慮に入っていないが、このモデルは人間の感覚量を忠実に指示する騒音計、ラウドネス指示計等の設計資料となるであろう。

また音声に対する各ニューロン層の応答の特徴をうまく利用することにより（たとえばON形ニューロンにより音素のセグメンテーションのできる可能性がある）音声識別装置への応用などが考えられる。

今後さらに現在の工学を飛躍的に発展させるためには現在ほとんど解決されていないが、生体情報処理にとって最も重要である学習、記憶のメカニズムを生理学、心理学を学びながら工学的に利用できる形として理解していくことを目指す研究が大きな課題となろう。

## 謝

## 辞

終りに、本論文をまとめるに当って御指導下さった、京都大学工学部坂井利之教授、近藤文治教授および池上淳一教授に深く感謝する。

また、聴覚生理学に常々御指導をいただく東京医科歯科大学勝木保次名誉教授および常に御指導をいただきさらに生理実験データの写真を提供された東京医科歯科大学渡辺武博士に厚く感謝の意を表する。

この研究は筆者が日本放送協会放送科学基礎研究所視聴科学研究室において行ったものである。本研究の機会と御指導を賜った牧田康雄元所長、中島平太郎前所長、樋渡涓二所長、大岡松男前室長、渡部淑室長および境久雄主任研究員に深く感謝の意を表する。

特に樋渡涓二所長からは永年にわたって生体工学全般について御教示いただき、境久雄主任研究員からは直接の上司として研究の御指導をいただいた。

さらにこの研究について談話会を通じて、あるいは個人的に討論して下さった視聴科学研究室の方々、電子計算機利用について種々御協力いただいた運用センター杉山英一主管はじめ諸氏に深く感謝する。



- (1-1) たとえば, 樋渡涓二: “生体情報工学”, 情報工学講座, コロナ社(1971).
- (1-2) E. Zwicker, W. Hess and E. Terhardt: “Erkennung  
gesprochener Zahlworte mit Funktionsmodell und  
elektronischer Rechenanlage”, Kybernetik, 3.6, p. 267  
(1967).
- (1-3) T. B. Martin and J. J. Talavage: “Application of Neural  
Logic to Speech Analysis and Recognition”, IEEE  
Trans., MIL-7, p. 189 (1963).
- (2-1) J. L. Flanagan: “Models for Approximating Basilar  
Membrane Displacement—Part II”, Bell Syst. Tech. J.,  
41, p. 959 (1962).
- (2-2) G. v. Békésy: “Experiments in Hearing”,  
McGraw-Hill (1960).
- (2-3) 境 久雄: “基底膜の回路モデルとその応答”, 日本音響学会講演論文集,  
p. 39 (1965-10).
- (2-4) H. Davis: “Mechanism of Excitation of Auditory  
Nerve Impulses”, Neural Mechanisms of the  
Auditory and Vestibular System, Edited by  
G. L. Rasmussen and W. F. Windle, C. C. Thomas, p. 22 (1960).
- (2-5) 古河太郎: “有毛細胞における刺激受容”, 生物物理, 7.5, p. 29 (1967).
- (2-6) J. E. Rose, J. F. Brugge, D. J. Anderson and J. E. Hind:  
“Phase-Locked Response to Low-Frequency Tones in  
Single Auditory Nerve Fibers of the Squirrel Monkey”,  
J. Neurophysiol., 30, p. 769 (1967).
- (2-7) J. C. Eccles: “The Physiology of Synapses”, Springer-  
Verlag (1964).
- (2-8) W. M. Siebert: “On Stochastic Neural Models of the  
Diffusion Type”, Quarterly Progress Report of MIT,  
No. 94, p. 281 (1969).
- (2-9) 大串健吾: “聴覚系における特徴抽出のモデル”, 生体工学と制御工学シンポジ

ウム講演論文集, p. 39 (1970)

(2-10) L.D. Harmon: "Studies with Artificial Neurons, I: Properties and Functions of an Artificial Neuron", Kybernetik, 1, 3, p. 89 (1961).

(2-11) E. Ratliff, H.K. Hartline and W.H. Miller: "Spatial and Temporal Aspects of Retinal Inhibitory Interaction", J. Opt. Soc. Am., 53, 1, p. 110 (1963).

(2-12) R. Galambos: "Neurophysiology of the Auditory System", J. Acoust. Soc. Am., 22, 6, p. 785 (1950).

(2-13) W.A. Rosenblith: "Some Electrical Responses from the Auditory Nervous System", Proceedings of the Symposium on Information Networks, Edwards Brothers INC., p. 223 (1955).

(3-1) 大串健吾, 境久雄: "聴覚神経系の神経結合モデル", 音響学会誌, 24, 3, p. 151 (1968).

(3-2) M.B. Sachs and N.Y.S. Kiang: "Two-Tone Inhibition in Auditory-Nerve Fibers", J. Acoust. Soc. Am., 43, 5, p. 1120 (1968).

(3-3) G.G. Furman and L.S. Frishkopf: "Model for Neural Inhibition in the Mammalian Cochlea", J. Acoust. Soc. Am., 36, 11, p. 2194 (1964).

(3-4) M. Nomoto, N. Suga and Y. Katsuki: "Discharge Pattern and Inhibition of Primary Auditory Nerve Fibers in the Monkey", J. Neurophysiol., 27, p. 768 (1964).

(3-5) W.S. Rhode: "Observations of the Vibration of the Basilar Membrane in Squirrel Monkeys Using the Mossbauer Technique", J. Acoust. Soc. Am., 49, 4 (Part 2) p. 1218 (1971).

(3-6) R.R. Pfeiffer: "A Model for Two-Tone Inhibition of Single Cochlear-Nerve Fibers", J. Acoust. Soc. Am., 48, 6, p. 1373 (1970).

(3-7) (2-2)に同じ

- (3-8) N.Y.S.Kiang, T.Watanabe, E.C.Thomas and L.F.Clark:  
"Discharge Patterns of Single Fibers in the Cats  
Auditory Nerve". P.88 The MIT Press(1965).
- (3-9) Y.Katsuki: "Neural Mechanism, Auditory Sensation in  
Cats", Sensory Communication, Edited by W.A.Rosenblith  
p.561, MIT Press(1961).
- (3-10) R.L.Wegel and C.E.Lane: "The Auditory Masking of  
one Pure Tone by Another and its Probable Relation  
to the Dynamics of the Inner Ear", Phys.Rev.,  
23, p.266 (1924).
- (4-1) 大串健吾: "聴覚末梢系の側抑制機構に関する一考察", 電子通信学会論文誌,  
55-D, 11, p.730 (1972).
- (4-2) 大串健吾: "ピッチ知覚の心理物理", NHK技研月報,  
14, 12, p.562 (1971).
- (4-3) J.F.Schouten, R.J.Ritsma and B.L.Cardozo: "Pitch of  
the residue", J.Acoust.Soc.Am., 34, 8, p.1418 (1962).
- (4-4) M.R.Schroeder: "Residue pitch: A remaining Paradox  
and a Possible Explanation", J.Acoust.Soc.  
Am., 40, 1, p.79 (1966).
- (4-5) H.Fischler and L.Cern: "Simulation of the Secondary  
Residue Effect by Digital Computer", J.Acoust.Soc.  
Am., 44, 5, p.1379 (1968).
- (5-1) 大串健吾: "聴覚系の情報処理機構のモデル", 電子通信学会論文誌,  
54-C, 4, p.332 (1971).
- (5-2) 大串健吾: "聴覚神経系の情報処理機構のモデル", NHK技術研究,  
23, 6, p.397 (1971).
- (5-3) E.L.Saldanha and J.F.Corso: "Timbre Cues and the  
Identification of Musical Instruments", J.Acoust.  
Soc.Am., 36, 11, p.2021 (1964).

- (5-4) Y.Katsuki, T.Sumii, H.Uchiyama and T.Watanabe: "Electric Responses of Auditory Neurons in Cat to Sound Stimulation", J. Neurophysiol., 21, p.569(1958).
- (5-5) たとえば, C.Tsuchitani and J.C.Boudreau: "Single Unit Analysis of Cat Superior Olive S Segment with Tonal Stimuli", J. Neurophysiol., 29, p.684(1966).
- (5-6) たとえば, 勝木保次: "中枢神経系制御Ⅱ", 共立出版, (1968).
- (5-7) T.Watanabe and K.Ohgushi: "FM Sensitive Auditory Neuron", Proceedings of Japan Academy, 44, 9, p.968(1968).
- (5-8) 大串健吾, 渡辺 武: "聴ニューロンの周波数変調音に対する動的応答", 日本生理学会誌, 30, 8, p.631(1968).
- (5-9) 渡辺 武: 私信
- (5-10) (3-2)に同じ
- (5-11) (2-7)に同じ
- (5-12) 吉田登美男, 亀田和夫: "聴覚の心理", 聴覚と音声, p.61, 電子通信学会(1966).
- (5-13) 大串健吾: "FMニューロンの構成法", 第11回日本ME学会大会予稿集, p.235(1972).
- (5-14) (5-6)に同じ。
- (5-15) 大串健吾, 境 久雄: "ニューロンモデルにおけるTEMPORAL MASKING", 日本音響学会講演論文集, p.47(1969-10).
- (5-16) 渡辺 武, 島田純一: "Temporal maskingについて", 日本音響学会講演論文集, p.45(1969-10).
- (5-17) E.C.Carterette, M.P.Friedman and J.D.Lovel: "Mach Bands in Hearing", J. Acoust. Soc. Am., 45, 4, p.986(1969).
- (5-18) 安田 稔, 樋渡涓二: "網膜神経回路のモデルと時空間特性", 医用電子と生体工学, 6, 1, p.53(1968).
- (5-19) 渡辺 武: "聴覚におけるFunneling 機構について", 日本音響学会誌, 28, 6, p.283(1972).
- (5-20) 渡辺 武, 島田純一: "中脳下丘聴ニューロンの抑制シナプス機序", 日本音響学会講演論文集, p.181(1972-5).



# 記 号 表

記 号	説 明	章
$A(\omega, \beta)$	鼓膜から基底膜上の特徴周波数が $\beta/2\pi$ である場所までの系の振幅特性	4
$A(t)$	基底膜振動の包絡線	(4)
$A_c$	$A(\omega, \beta)$ において $\omega = \omega_c$ としたもの	4
$A_u$	$A(\omega, \beta)$ において $\omega = \omega_c + \omega_a$ (上側帯波角周波数) としたもの	4
$A_l$	$A(\omega, \beta)$ において $\omega = \omega_c - \omega_a$ (下側帯波角周波数) としたもの	(4)
$a$	定数 ( $=\pi \times 1500$ )	2
$b$	定数 ( $=2\pi \times 1500$ )	2
$c$	比例定数 ( $=1$ )	3
$d(f, t)$	基底膜上で特徴周波数が $f$ である場所の振幅変調音入力に対する振動波形	4
$d'(f, t)$	$d(f, t)$ の半波整流波形	4
$d$	ある神経線維に対して抑制的に作用する神経線維までの距離	3
$E(\omega_1; \omega_2, I_1)$	一次ニューロンの, 周波数 $\omega_2/2\pi$ , 音圧 $I_2$ の正弦波音刺激による周波数 $\omega_1/2\pi$ の正弦波音刺激に対するマスキング量	3
$e$	興奮性を示す添字	2, 4, 5
$F(s, \beta)$	前庭窓から基底膜上の特徴周波数が $\beta/2\pi$ である場所までの系の伝達関数	2, 3, 4
$F(j\omega, \beta)$	同上の系の周波数伝達数	3
$F[X]$	ニューロンの非線形特性をあらわす関数で, $X \geq 0$ ならば $X$ , $X < 0$ ならば 0 となる関数	5
$f$	周波数をあらわす変数	4
$f_p$	基底膜上のある特定の場所の特徴周波数	2
$G(s)$	中耳の伝達関数	2, 4

記 号	説 明	章
$g(\xi, \tau)$	着目しているニューロン層よりも一段階低次層の時刻 $\tau$ における場所 $\xi$ のニューロンの応答	5
$G$	ニューロンの利得	6
$H(s)$	シナプスに対応する一次遅れ要素の伝達関数	2
$H_d(s)$	ニューロンモデルの入力端子から PSP の発生点までの伝達関数	5
$h(t)$	シナプスに対応する一次遅れ要素のインパルス応答	2, 4
$i(x)$	着目しているニューロンに対する一段階低次層の場所 $x$ のニューロンからの入力	2
$I(\mu)$	$i(x)$ のフーリエ変換	2
$I$	音刺激音圧	3
$I_{12}$	第二音刺激の存在する場合の第一音刺激に対する一次ニューロンのしきい値音圧	3
$i$	整数変数	3
	抑制性を示す添字	2, 4, 5
$J$	整数変数	2, 4
$j$	虚数単位	2, 3, 4
$K$	抑制の強さ	2, 4
$L$	隣接する有毛細胞の特徴周波数比(オクターブ)の逆数	4
$M$	正 整 数	3, 4
$m$	振幅変調信号の変調度	4
$N$	正 整 数	4
$n(\omega, \beta)$	周波数が $\omega/2\pi$ で単位音圧の音刺激に対する特徴周波数が $\xi/2\pi$ である一次ニューロンの内部電位	3
$n(f, t)$	特徴周波数が $f$ である一次ニューロンの時刻 $t$ における内部電位	4
$o(x)$	場所 $x$ のニューロンの出力	2
$O(\mu)$	$o(x)$ のフーリエ変換	2

記 号	説 明	章
$P(\omega, \beta)$	周波数が $\omega/2\pi$ で単位音圧の音刺激に対する特徴周波数が $\beta/2\pi$ である神経線維の EPSP	3
$P(f, t)$	特徴周波数が $f$ である一次ニューロンの時刻 $t$ における EPSP	4
$Q(s, \beta)$	鼓膜から基底膜上の特徴周波数が $\beta/2\pi$ である場所までの系の伝達関数	4
$Q(j\omega, \beta)$	同上の系の周波数伝達関数	4
$q(\Delta t)$	一次遅れ要素の入力印加後 $\Delta t$ のインディシアル応答	4
$q'(\Delta t)$	一次遅れ要素の入力が単位強さから突然 0 となってから $\Delta t$ 時間後における応答	4
$Q$	式 (3.2.2) で定義される量で一次ニューロンの応答野のせん鋭さを示す尺度	3
$R(t)$	振幅変調音印加時の基底膜振動波形のキャリアに対する同相成分	4
$R(x, t)$	時刻 $t$ における場所 $x$ のニューロンの応答	5
$R_1(x, t)$	時刻 $t$ における FM 上昇形ニューロン層上の場所 $x$ のニューロンの応答	5
$R_2(x, t)$	時刻 $t$ における FM 下降形ニューロン層上の場所 $x$ のニューロンの応答	5
$r(\omega, \beta)$	特徴周波数が $\beta/2\pi$ である一次ニューロンの応答野	3
$S(t)$	振幅変調音印加時の基底膜振動波形のキャリアに対する直交成分	4
$s$	ラプラス変換の複素パラメータ	2, 3, 4, 5
$T$	一次遅れ要素の時定数	2, 4
$t$	時刻を表わす変数	2, 4, 5
$\Delta t$	ある基準点時刻より経過した時間を表わす変数	4
$U(t)$	単位ステップ関数	5
$u(t)$	振幅変調音信号	4
$V(s)$	単位ステップ関数のラプラス変換	5



記 号	説 明	章
$v(t)$	図 5.5 (a) の信号	5
$W_e(\xi)$	興奮性神経結合関数	2, 4, 5
$W_i(\xi)$	抑制性神経結合関数	2, 4, 5
$W_t(\xi)$	神経結合関数	2
$W_t^*(\mu)$	神経結合関数のフーリエ変換	2
$W_E$	興奮性神経結合係数	3
$W_I$	抑制性神経結合係数	3
$x$	場所をあらわす変数	2, 5
$x'$	距離とあらわす変数	5
$\Delta x$	隣接ニューロン間の間隔	2
$y(t)$	ニューロン P S P	5
$Y(s)$	$y(t)$ のラプラス変換	5
$z(t)$	矩形信号系列に対する一次遅れ要素の応答	4
$\alpha$	$\beta / 1.7$	3
$\alpha_d$	図 5.5 の矩形信号の継続時間	5
$\beta$	基底膜上のある特定の場所の特徴角周波数 ( $= 2\pi f_p$ )	2, 3, 4
$\theta(\omega, \beta)$	鼓膜から基底膜上の特徴周波数が $\beta/2\pi$ である場所までの 位相特性	4
$\theta_c$	$\theta(\omega, \beta)$ において $\omega = \omega_c$ としたもの	4
$\theta_u$	$\theta(\omega, \beta)$ において $\omega = \omega_c + \omega_m$ としたもの	4
$\theta_e$	$\theta(\omega, \beta)$ において $\omega = \omega_c - \omega_m$ としたもの	4
$\phi(t)$	$\tan^{-1}(S(t)/R(t))$	4
$\varphi$	変調周波数の位相角	4
$\theta$	キャリア周波数の位相角	4
$\theta$	ニューロンのしきい値	3, 5
$\mu$	空間周波数	2
$\xi$	距離をあらわす変数	2, 5
$\pi$	円 周 率	2, 3

記 号	説 明	章
$\sigma_e$	興奮性神経結合関数の標準偏差	2 , 4
$\sigma_i$	抑制性神経結合関数の標準偏差	2 , 4
$\tau$	時刻をあらわす変数	4 , 5
$\omega$	角周波数	3 , 4
$\omega_a$	振幅変調者の変調角周波数	4
$\omega_c$	振幅変調音のキャリア角周波数	4